Toulouse Thèses Sciences 1972 N°179

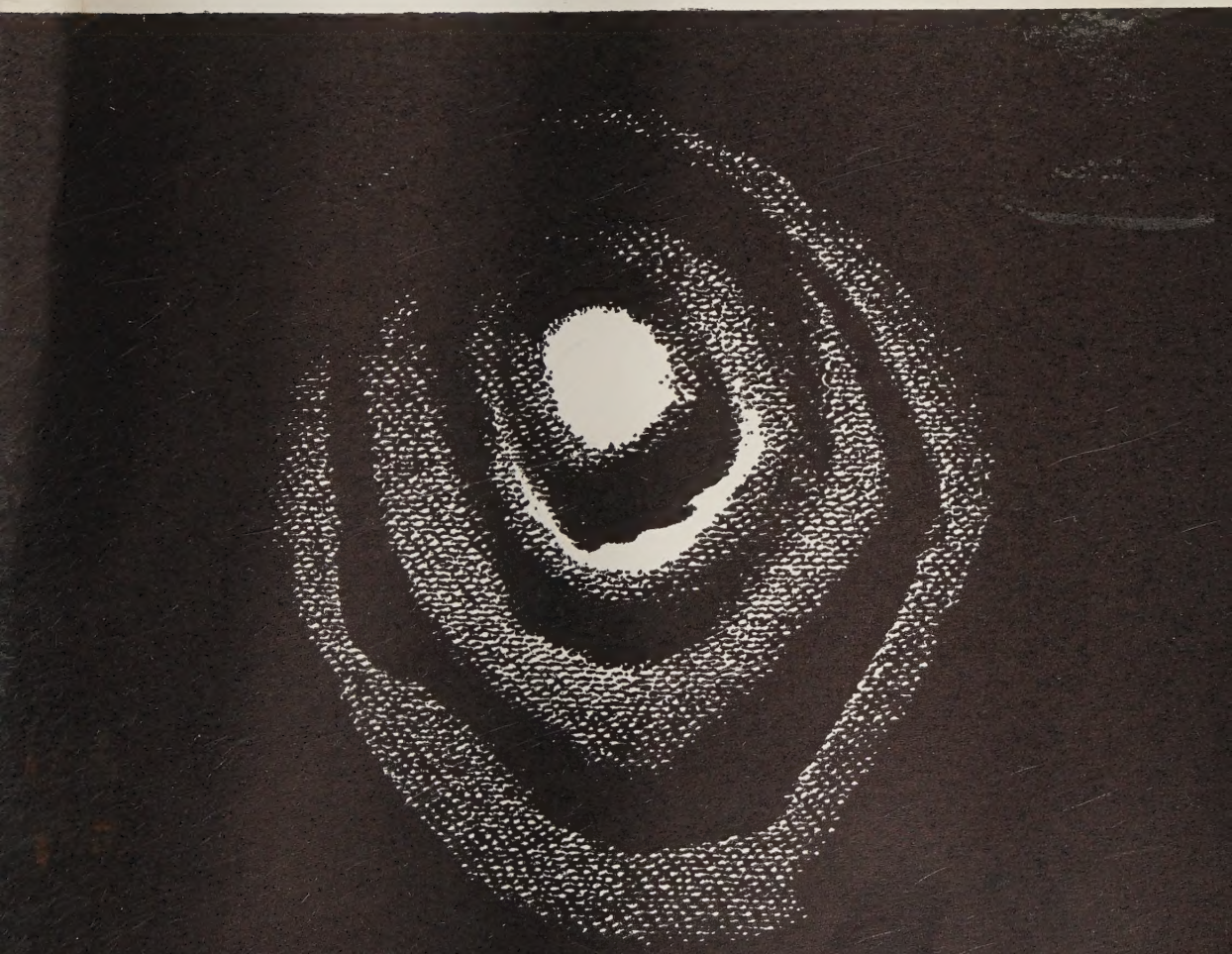
CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

39 M. Clergue-Gazeau

ANNALES DE SPÉLÉOLOGIE

REVUE TRIMESTRIELLE
TOME 26 — FASCICULE 4 — 1971
EXTRAIT

Thèse



LABORATOIRE SOUTERRAIN
MOULIS-ARIEGE

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546526_0038

N° D'ORDRE
479

ANNÉE 1972

THÈSE

PRÉSENTÉE

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ PAUL-SABATIER

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Monique CLERGUE-GAZEAU

Thèse : L'EUPROCTE PYRENEEN.
Conséquences de la vie cavernicole
sur son développement et sa reproduction.

Soutenue le 21 Mars 1972, devant la Commission d'examen.

MM. E. ANGELIER — *Président.*
A. VANDEL
J-C. BEETSCHEN
C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE — *Examinateurs.*
M. DELSOL

EDITIONS DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

à la fin du printemps en rapport avec l'évacuation des produits sexuels, une période de repos en été, avec des dimensions minimales. La cellule gonadotrope hypogée ne subit pas cette période de repos : celle du mâle fonctionne toute l'année, en rapport avec l'évacuation continue des spermatozoïdes ; la cellule gonadotrope femelle semble accumuler les produits de secrétion sans pouvoir les éliminer ; toutes les deux présentent des dimensions maximales pendant toute l'année.

4) L'hypogé n'effectue aucun séjour à l'extérieur de la grotte ; la situation de celle-ci en zone marginale et les modifications peu importantes du cycle sexuel — modifications à caractères plutôt phénotypiques — suggèrent l'idée d'une présence relativement récente dans les grottes.

The *Euproctus asper* is an Urodele Salamandrinae. It lives in its epigeous form on the peaks of the Pyrenean Mountains. Its hypogeous form of the Siech cave, was compared to it for geographical situation, development and reproduction.

Besides a more thorough knowledge of the epigeous species, the following conclusions result from this study.

1) The metamorphosis of the hypogeous species breaks down into two parts : the pre-metamorphosis which occurs at about the same date as the one of the epigeous species, and then, the metamorphosis itself which occurs one year later.

It was attempted to explain this phenomenon by the lack of relay of the diencephalon after action of the distal hypophysis : it results a prolongation of the larval state, a formation of giant larvae and a beginning of accidental neoteny (when the lack of food is added to the action of obscurity).

2) The sexual cycle of the epigeous species is annual. The sexual products are evacuated at the end of the Spring and during Autumn for the male, and throughout Summer for the female. The genesis of gametes happens during the Summer and the sexual products are stocked up during Winter. The male of the hypogeous species does not present any perceptible differences in its genesis of gametes and the evacuation of its sexual products happens throughout the year. For the female the vitellogenesis carries out through Winter. The laying is slowed up, the large differences in temperature — which stimulate the breeding activities of the mountain epigeous species — do not occur here as the hypogeous species live in constant environmental surroundings throughout the year.

3) The gonadotropic cell β as well as the global volume of the hypophysis follow the sexual cycle in its variations. The epigeous gonadotropic cell shows : an accumulation of secretion grains in Autumn, a mass diminution of grains at the end of Spring corresponding to the evacuation of the sexual products, a period of rest during Summer with minimum dimensions. The hypogeous gonadotropic cell does not have this period of rest : the male cell functions throughout the year corresponding with the continuous evacuation of spermatozoa ; the female gonadotropic cell seems to accumulate the secretion products without, being able to eliminate them ; both present maximum dimensions throughout the year.

4) The hypogeous species do not spend any period of time outside the cave ; the situation of the grotto in marginal zone and the slight modifications to the sexual cycle — modifications of a more phenotypie character — suggest the idea of a relatively recent presence in the caves.

Euproctus asper ist ein Salamander-Lurch. Er lebt unterirdisch auf den Höhen der Pyrenäenketten. Seine hypogierte Form, aus der Grotte des Siech, ist betrachtet worden in bezug auf seine Biotop, seine Entwicklung und Fortpflanzung. Neben einer eingehenderen Kenntnis des « épigé » ergeben sich aus dieser Studie folgende Schlüsse :

1) Die Metamorphose des « hypogé » setzt sich aus zwei Teilen zusammen : der Prämetamorphose, die fast zur gleichen Zeit erfolgt wie die des « épigé », und der eigentlichen Metamorphose, die ein Jahr später einsetzt. Man hat

versucht, dieses Phänomen mit dem Fehlen des Zwischenhirnrelais nach dem Einsetzen der distalen Hypophyse zu erklären : daraus ergibt sich eine Verlängerung der Larvzeit, die Bildung von übergrossen Larven und ein Beginn von plötzlicher Neotenie (wenn zu den Auswirkungen der Dunkelheit Mangel an Nahrung hinzukommt).

2) Der epigierte sexuelle Zyklus ist jährlich. Die sexuellen Produkte werden beim männlichen Wesen am Ende des Frühjahrs und des Herbstes ausgestossen, beim weiblichen das ganze Jahr hindurch. Die Gametogenese findet im Sommer statt, und die sexuellen Produkte werden den Winter über aufgespeichert. Die männliche « hypogé » zeigt keine bedeutenden Unterschiede in ihrer Gametogenese, und die Ausscheidung der sexuellen Produkte erfolgt das ganze Jahr hindurch. Bei dem Weibchen setzt sich die Vitellogenese während des Winters fort. Das Eierlegen verlangsamt sich : die grossen Temperaturunterschiede — Stimulans der Fortpflanzungstätigkeit der Gebirgs-épigé — existieren hier nicht mehr, da die « hypogée- » Form das ganze Jahr über in einer gleichbleibenden Umgebung lebt.

3) Die gonadotrope Zelle β sowie das globale Volumen der Hypophyse folgen dem sexuellen Zyklus in seinen Variationen. Die epigierte gonadotrope Zelle zeigt : eine Speicherung ihrer Samensekretion im Herbst, eine Degranulation in grosser Zahl zu Ende des Herbstes im Hinblick auf die Ausscheidung der sexuellen Produkte, eine Ruhezeit im Sommer mit minimalen Dimensionen. Die hypogene gonadotrope Zelle hat nicht diese Ruhezeit : die des Männchens arbeitet das ganze Jahr über im Hinblick auf die ständige Ausscheidung der Samenkörperchen ; die weibliche gonadotrope Zelle scheint die Ausscheidungsprodukte aufzuspeichern, ohne sie ausstossen zu können ; beide zeigen maximale Dimensionen das ganze Jahr hindurch.

4) Das « hypogé » verlässt die Grotte nie ; die Lage der letzteren im Randgebiet und die unbedeutenden Modifikationen des sexuellen Zyklus — Modifikationen, die eher phänotypischer Natur sind — lassen den Gedanken an ein verhältnismässig kurzes Vorhandensein in den Grotten aufkommen.

*
**

SOMMAIRE.

ANALYSE 825

INTRODUCTION 832

TECHNIQUES D'OBSERVATION.

Chapitre I 834

I-1. — Récolte du matériel 834

I-2. — Les élevages 837

I-3. — Histologie 839

I-4. — Variations de température de l'eau 841

I-5. — Enregistrement des observations 841

PREMIÈRE PARTIE. — HABITAT ET CYCLE D'ACTIVITÉ 842

Chapitre II. — Aire de répartition 842

II-1. — Epigés.

II-2. — Hypogés.

Chapitre III. — Considérations géographiques et écologiques relatives aux biotopes étudiés 846

III-1. — Epigés. Situation des Euproctes dans la chaîne des Pyrénées 846

III-2. — Hypogés. La grotte et son environnement 847

III-3. — Populations 850

III-4. — Euproctes et Truites 853

III-5. — Pigmentation-Tégument 853

Chapitre IV. — Cycle d'activité 855

IV-1. — Epigés.

IV-2. — Hypogés.

DEUXIÈME PARTIE. — DÉVELOPPEMENT ET MÉTAMORPHOSE 857

Chapitre V. — Euproctes épigés 858

V-1. — Développement embryonnaire 858

V-2. — Développement larvaire et croissance 859

A. Dans la nature.

B. En élevage.

V-3. — Métamorphose 865

V-4. — Croissance juvénile. Etat adulte. Longévité 865

V-5. — Conclusions relatives à l'Euprocte épigé 866

Chapitre VI. — Euproctes hypogés 867

VI-1. — Croissance des larves 867

A. — Elevage.

A-1. — Moyennes des observations.

A-2. — Courbe représentative.

A-3. — Etude générale de la croissance.

A-4. — Taille des larves.

B. — Larves provenant de la rivière souterraine de Labouiche.

VI-2. — Métamorphoses 882
A. — Complètes.
B. — Incomplètes.
VI-3. — Juvéniles. Adultes 885
VI-4. — Longévité 888
Chapitre VII. — Croissance et métamorphose des individus épigés maintenus à l'obscurité 889
Chapitre VIII. — Croissance et métamorphose des cavernicoles placés à la lumière du jour 892
Chapitre IX. — Histologie et morphologie comparée 894
IX-1. — Gonades 894
IX-2. — Tégument 896
IX-3. — Branchies 896
IX-4. — Glande thyroïde 900
IX-5. — Préhypophyse 901
Chapitre X. — Conclusion générale de la deuxième partie 905

TROISIÈME PARTIE. — CYCLE SEXUEL DE L'EUPROCTE 907
Chapitre XI. — Copulations 908
Chapitre XII. — Cycle sexuel du mâle. Histologie comparée .. 910
XII-1. — Epigés : description du testicule 910
XII-2. — Epigés : cycle sexuel 913
XII-3. — Epigés : remarques 914
XII-4. — Hypogés : cycle sexuel 915
Chaiptre XIII. — Cycle sexuel de la femelle. Histologie comparée 918
XIII-1. — Description de l'appareil génital de l'épigé ... 918
XIII-2. Etude du cycle des épigés femelles 920
XIII-3. — Etude du cycle des femelles de la race hypogée. 923
Chapitre XIV. — Observations relatives aux pontes des sujets placés en élevage 925
XIV-1. — Généralités 925
XIV-2. — Hypogés placés en élevage à la lumière naturelle 926
XIV-3. — Epigés à l'obscurité 927
Chapitre XV. — Conclusions relatives à l'étude de la troisième partie 930

QUATRIÈME PARTIE. — EVOLUTION CYTOLOGIQUE ET VOLUMÉTRIQUE DE L'HYPOPHYSE DISTALE AU COURS DU CYCLE ANNUEL 932
Chapitre XVI. — L'hypophyse distale et les cellules gonadotropes 932
XVI-1. — Description sommaire de la glande 932
XVI-2. — Etude cytologique de la *pars distalis* 933
XVI-3. — La cellule gonadotrope et ses variations au cours du cycle annuel 939
XVI-4. — Conclusion de l'étude de la cellule gonadotrope. 941
Chapitre XVII. — Caractéristiques dimensionnelles et volumétriques de l'hypophyse distale 943
XVII-1. — Exposé de la méthode 943
XVII-2. — Observations 944
XVII-3. — Représentation graphique et commentaires .. 944
XVII-4. — Comparaison des dimensions et des volumes .. 947

XVII-5. — Conclusion relative à l'étude du volume de l'hypophyse distale 948

Chapitre XVIII.

Conclusions générales 950

Bibliographie 954

Avant-propos.

Les recherches qui font l'objet de la présente étude ont été réalisées au laboratoire de la faculté des sciences de Toulouse et au laboratoire souterrain du Centre National de la Recherche Scientifique à Moulis.

Monsieur le professeur Vandel m'a proposé le sujet de ce travail et n'a cessé dès lors de s'intéresser à sa progression. Je lui exprime ici toute ma gratitude pour l'excellent accueil et la confiance qu'il m'a témoignés en me proposant l'étude de l'Euprocte des Pyrénées.

Mes remerciements vont également à Monsieur le professeur Delamare Deboutteville qui a toujours suivi mon travail avec intérêt.

Je n'oublierai pas Monsieur le professeur Angelier. Qu'il veuille trouver ici l'expression de ma reconnaissance pour sa bienveillance à mon égard et pour son aide matérielle.

Je remercie tous ceux qui, à des titres divers, m'ont apporté leur concours.

Messieurs Matzakis et Bonnet, pour leur aide dans l'emploi des méthodes statistiques,

Monsieur Galy, qui m'a facilité l'accès à la grotte de Labouiche,

Messieurs Mangin et Cabidoche pour leurs indications sur la situation des stations,

Monsieur Bouillon, qui m'a guidé dans les grottes et dans mes déplacements,

Le personnel du laboratoire du Centre National de la Recherche Scientifique ayant contribué à l'élaboration de ce travail.

Introduction.

Selon Steiner (1950), les Euproctes seraient des formes relictes provenant de l'époque tertiaire. Leur origine daterait de l'érection de la chaîne alpine, érection au cours de laquelle le genre *Euproctus* se serait différencié. Alors que cette différenciation s'accomplissait ainsi au nord de la chaîne alpine, d'autres espèces apparaissaient de la même manière à l'autre bout de la chaîne, en Asie ; ce furent : le *Pachytriton* et l'*Hypselotriton,* les équivalents montagnards de l'*Euproctus* européen ; d'ailleurs, Herre (1933) a établi une comparaison entre les deux espèces : *Pachytriton brevipes* et l'Euprocte des Pyrénées, qui montre combien leur adaptation est semblable.

En 1883, Forsyth Mayor admettait que les trois espèces (*Euproctus asper* Dugès, *E. platycephalus* Gravenhorst et *E. montanus* Savi) étaient des formes dérivées d'un même type, ayant peuplé le continent pyrénéo-corso-sarde : la ségrégation s'expliquerait par le morcellement de leur aire de répartition. D'après l'anatomie des trois espèces, Boulanger (1917), puis Despax (1923), s'opposent à cette origine commune. Selon eux, les trois espèces dérivent d'une forme plus généralisée et seraient le résultat d'une convergence. A l'appui de ce point de vue, on peut mentionner la découverte de l'espèce *Rhitrotriton derjugini* (= *Neuergus crocatus*), d'Asie Mineure ; celle-ci présente des ressemblances extérieures très étroites, uniquement avec *Euproctus asper* ; elle est considérée présentement comme une forme intermédiaire ancestrale ; malheureusement, on ne connait pas encore son mode de fécondation. Lorsque celui-ci sera observé, peut-être pourra-t-on rapprocher davantage ces deux espèces.

La place de l'Euprocte dans la classification et sa nomenclature ont fait l'objet de travaux assez nombreux, à la fin du siècle dernier. Pour la bibliographie nous renvoyons le lecteur à la thèse de Despax (1923), qui en a donné un historique assez complet ; il a eu le mérite de clarifier une situation parfois confuse. Outre cet auteur, citons parmi les zoologistes qui se sont particulièrement intéressés à cette espèce :

— Bedriaga 1895-1897,
— Boulanger 1917,
— Wolterstorff 1900-1925.

L'Euprocte des Pyrénées, *Euproctus asper* (planche I), prend place dans la sous-classe des Urodèlomorphes, le sous-ordre des Salamandroïdes et la famille des Salamandridae.

Il est situé aux côtés :

a) du genre *Triturus,* dont il diffère par sa tête aplatie, son absence de crête et surtout son mode d'accouplement ;

Planche I.
L'Euprocte pyrénéen.

b) du genre *Neuergus*, qui serait la forme ancestrale de l'Euprocte des Pyrénées.

Cet Urodèle à tendance aquatique très accentuée, reflète les mœurs des espèces montagnardes ; il est rhéophile, sténotherme, lucifuge et possède un stéréotactisme positif.

Or, voici une douzaine d'années, cette espèce a été découverte dans une grotte en Ariège : la grotte du Siech près de Saurat. Nous avons pu étudier le mode de vie de l'Euprocte dans cette grotte.

Deux questions se posaient alors pour nous :

1. Pourquoi s'y trouve-t-il ?

Nous tenterons de répondre à cette question dans la première partie de ce travail par une étude géographique et écologique des habitats de l'espèce.

2. Quelles sont les répercussions apportées par la vie obscuricole ?

Nous étudierons successivement :

a) son influence sur le développement, dans la seconde partie de notre étude ;

b) son influence sur la reproduction dans les troisième et quatrième parties.

Techniques d'observation.

Chapitre I.

Dès le début de nos observations, nous avons rencontré quelques difficultés. Il nous a semblé utile de relater les techniques employées et les dispositifs expérimentaux propres à y remédier, afin que d'autres zoologistes trouvent les solutions à leurs propres problèmes. Ainsi, des pertes de temps seront évitées au cours de la mise en route des élevages.

I-1. — Récolte du matériel.

Si l'on s'en réfère à nos maîtres, l'Euprocte des Pyrénées est un Urodèle à protéger. Il doit sa réputation d'être assez rare :

1. à son biotope qui se situe dans la plupart des cas en altitude, en des points où l'on n'accédait autrefois qu'avec une certaine difficulté ;

2. à son habitat localisé dans les Pyrénées.

En raison de son aire géographique peu étendue et de sa localisation dans la chaîne des Pyrénées, on considère l'espèce comme une relicte ce qui explique que, dès le départ, nous ayons eu le souci de ne pas détruire en grand nombre les représentants de cette espèce. Les prélèvements que nous avons effectués portent sur 150 adultes et 150 larves pour les épigés, 30 adultes et une soixantaine de larves pour les hypogés.

a) *Epigés.*

Deux stations furent choisies : une de moyenne altitude dans un torrent affluent du Garbet (altitude 1100 m, Aulus, Ariège), l'autre d'une altitude nettement plus élevée (déversoir du lac supérieur, 2328 m dans la réserve d'Estibère, Hautes-Pyrénées).

Le travail sur le terrain consistait à prélever des échantillons suivant une périodicité régulière, d'abord de deux visites par mois, et ensuite d'une seule visite. La prospection s'effectuait dans les cascades (fig. n° 1) ou en plein courant, sous des pierres à demi-immergées, pour les adultes ; dans les courants plus ou moins intenses pour les larves de différentes tailles. Quant aux œufs, la recherche est nettement plus difficile. Pondus isolément, en eau calme mais renouvelée, ils se trouvent dans l'angle aigu formé par deux pierres rapprochées (fig. n° 2), la femelle étirant considérablement son cloaque pour les déposer. On ne découvre l'œuf qu'en soulevant la pierre supérieure avec précaution afin de ne pas l'écraser.

Les adultes sont capturés à la main car, surpris, ils se déplacent lentement et maladroitement. Leurs sécrétions sont inoffensives pour l'homme. Les larves au contraire sont très agiles et glissent entre les doigts ; leur capture nécessite l'emploi d'une épuisette à bord plat.

Les œufs sont détachés de leur support à l'aide d'une aiguille montée ou plus simplement d'une petite cuillère qui permet en même temps de les déposer directement dans le récipient du transport.

b) *Hypogés.*

Dans une grotte, la récolte de nos animaux présente certaines difficultés particulières dues au milieu. En remontant le lit de la rivière — par exemple dans la grotte du Siech à Saurat — nous

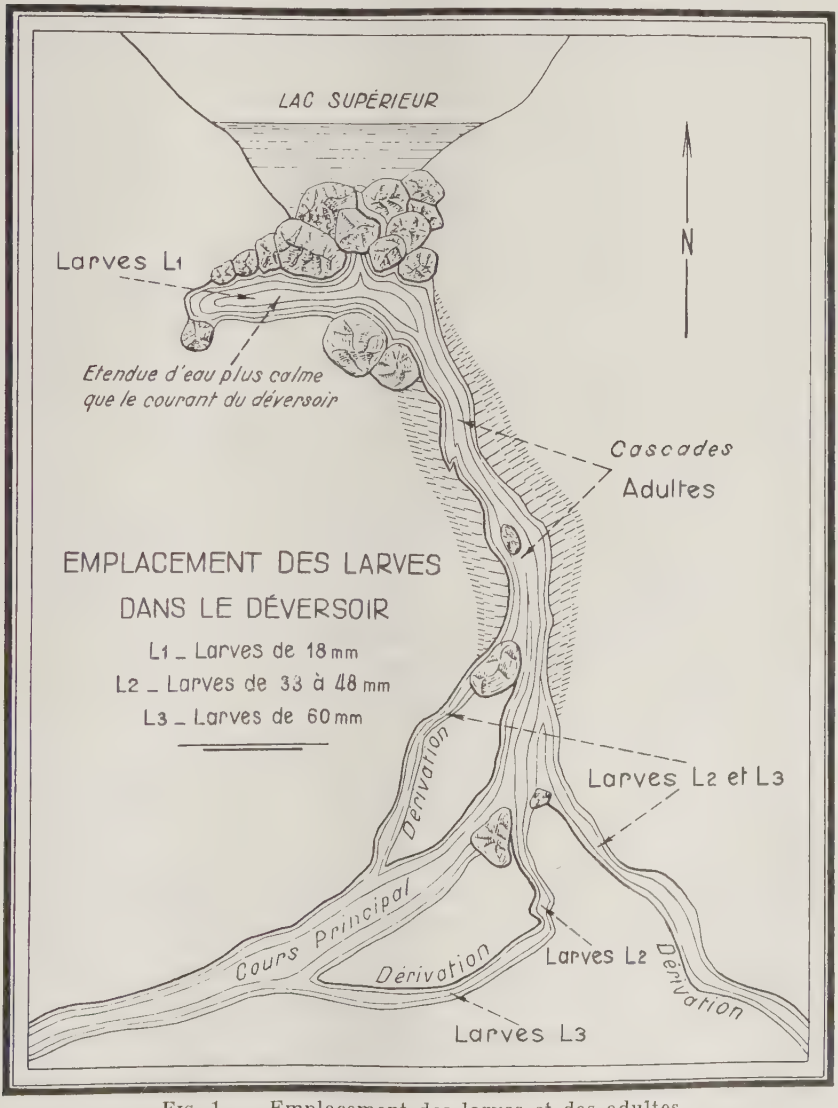


Fig. 1. — Emplacement des larves et des adultes dans le déversoir du lac supérieur à Estibère (Hautes-Pyrénées).

observons les Euproctes (adultes et larves) au fond de l'eau, sur le sol de cailloux ou de sable (Planche II D). Avec une lampe frontale, il est assez aisé de les distinguer. Quant aux œufs, ils sont pratiquement introuvables et ceci pour plusieurs raisons :

— tout d'abord, le débit est trop important pour que les œufs soient déposés par la femelle ; elle doit les cacher dans des bras plus calmes situés sous la roche et inaccessibles pour nous ;

— l'obscurité gène leur recherche ;

— les rares œufs rencontrés étaient recouverts d'une pellicule noire ne permettant pas de les distinguer : nous les récoltions dans l'épuisette placée à contre courant derrière chaque pierre soulevée.

Fig. 2. — Disposition des œufs dans le lit d'un torrent. (Coupe).

La grotte aménagée de la rivière souterraine de Labouiche donne à la prospection un aspect nouveau : la recherche de nos Urodèles s'y fait en barque et la prise des animaux uniquement à l'épuisette.

c) *Transport des animaux.*

Les adultes ont la réputation non usurpée d'être résistants : l'un de nos collègues en avait oublié deux dans des tubes à essais rangés à l'intérieur d'un sac à dos... durant trois semaines ! Les Euproctes, au bout de ce temps, en sont sortis vivants ! D'ordinaire, nous les transportons dans un thermos contenant un peu d'eau et beaucoup

de mousse humide, bien lavée auparavant. Quant aux larves et aux œufs, nous suivions la méthode exposée par Arnoult et Spillmann (1958) : un sac en polyester aux deux tiers plein d'eau les contenait. Le tiers restant était rempli d'air au lieu d'oxygène. Dans l'eau, un pourcentage faible de MS 222 (1/100000) jouait un rôle de tranquillisant. L'avantage de ce système était : la perméabilité aux gaz, la légèreté, la protection des larves contre les chocs sur les parois pendant le transport. Ces précautions sont nécessaires, si l'on songe qu'il nous fallait deux heures de descente à pied avant de rentrer au laboratoire.

I-2. — Les élevages.

A Toulouse, les élevages sont installés dans des aquariums dont la température est réglée par thermostat.

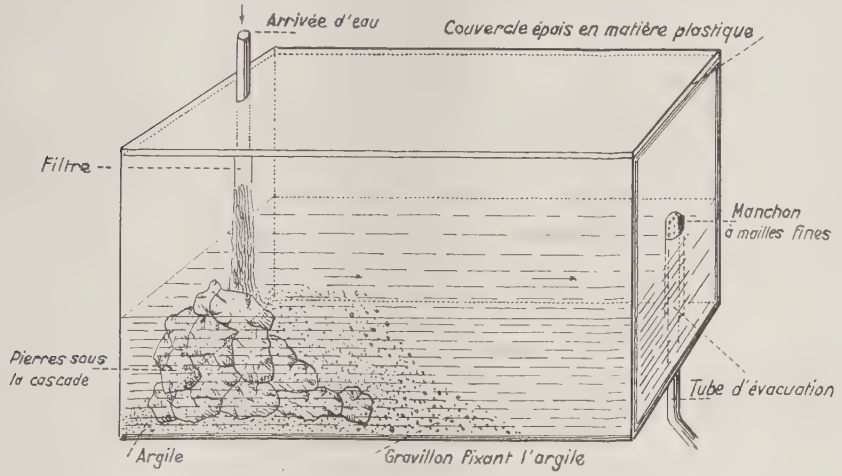


Fig. 3. — Détail d'un aquarium.

Dans la grotte de Moulis, nous disposions d'aquariums en eau courante, l'eau de la grotte ne subissant que de faibles variations de température (fig. n° 4). Chaque aquarium (fig. n° 3) est muni d'une arrivée et d'une évacuation d'eau, disposées de telle manière que l'eau traverse celui-ci en un courant d'eau continu. Un manchon de grillage plastique à mailles serrées est posé sur l'évacuation lorsque l'aquarium contient des larves. Pour celles-ci également, les trous d'évacuation réglant le niveau de l'eau, situés plus haut que ceux prévus pour les adultes permettent d'augmenter la quantité d'eau du bac. Des pierres sont placées sous la chute d'eau. Il est nécessaire de nettoyer ces aquariums au moins une fois par mois, en raison du dépôt d'argile.

— Les adultes et les jeunes fuient très facilement ; à l'aide de leurs ongles, ils s'agrippent aux parois et grimpent en luttant contre

n'importe quel courant d'eau. Dans la grotte-laboratoire, nos animaux remontaient dans toutes nos installations : tuyaux en caoutchouc, conduites, etc... Pour pallier cet inconvénient, un filtre à mailles serrées, placé aux arrivées d'eau, rendait leur fuite improbable. En plus, des couvercles en plastique épais fermaient hermétiquement tous les aquariums.

— L'argile se dépose sur les œufs et les entoure lorsqu'on les laisse sur leur lieu de ponte, dans un aquarium pour adultes. Elle forme peu à peu une sorte de croûte imperméable, ne permettant plus les échanges respiratoires. L'œuf se développe mal et l'embryon meurt étouffé ! Le débit de l'eau n'est pas assez important pour balayer les particules d'argile. Après plusieurs essais, plus ou moins efficaces avec différents appareils en eau courante (plan incliné, ou œufs placés dans un filet en suspension dans l'eau), nous constations une proportion considérable d'œufs perdus (tableau I). Dans ces conditions, l'étude de la durée du développement était impossible.

Tableau I.

Pourcentage de larves écloses suivant les méthodes employées.

Méthodes	Date de ponte	Nombre d'œufs	Nombre de larves
ω laissés sur place	20.3.64	5	0
	12.5.65	2	1
	15.2.66	8	3
		15	
		18	
ω placés en eau non courante	22. 6.66	15	13
	24. 4.67	9	7
	7.12.67	7	7

Il convenait donc d'isoler les œufs et les larves. Dès lors, chaque ponte fut retirée de l'aquarium, placée dans un bac en verre (Clergue-Gazeau 1968) et dédoublée si le nombre d'œufs par ponte dépassait six. L'eau était changée deux fois par semaine dans ces conditions, le pourcentage de réussites passait de 5 % à 80 %.

Des comparaisons ultérieures effectuées sur des pontes demeurées en eau courante, établirent que l'éclosion est légèrement plus précoce. Il aurait été souhaitable, afin d'éviter les pertes par les saprolégniales de changer l'eau journellement ; cependant, les modalités de nos élevages ne le permettaient pas.

— La ponte s'est révélée difficile à obtenir en élevage ; elle dépend obligatoirement de trois facteurs concomitants :

— l'eau courante
— la température, (12°)
— une bonne oxygénation.

A Toulouse en eau stagnante, les pontes demeurent exceptionnelles. Les pontes des épigés en eau courante et température constante (12°C) sont régulières. Dans la grotte, en dépit des conditions favorables, certains de nos animaux refusaient toute ponte en captivité ; pour ceux-ci, nous avons eu recours, au début, aux injections d'hormones gonadotropes Choay. Chaque injection pratiquée sur une ♀ épigée provoquait, au bout du 6e jour, la ponte d'une quinzaine d'œufs. Chez les cavernicoles, les résultats étaient nettement plus irréguliers : œufs non fécondés, ponte de quelques œufs ou ponte normale d'une quinzaine à une vingtaine d'œufs (tableau II).

TABLEAU II.

Pontes cavernicoles obtenues par injection d'hormones gonadotropes.

Date d'injection	Date de ponte	Temps de réponse (jours)	N. d'œufs	Eclosion	Nourriture	N. de larves
29. 4.65	12. 5.65	14	2	1. 7.65	12. 7.65	1
15. 6.66	22. 6.66	7-12	15	1. 8.66	2. 9.66	13
2. 9.66	12. 9.66	10-12	14	5.10.66	20.10.66	12
5.10.66	15.10.66	10	6	25.12.66	19.12.66	5
21.11.66	7.12.66	15	14	20. 1.67	14. 2.67	10
21.11.66	15.12.66	15-24-37	19			0(champ)
2. 2.67	14. 2.67	12-35	10	12. 4.67	3. 5.67	8
12. 4.67	24. 4.67	12	10	9. 6.67	28. 6.67	8
»	24. 5.67	42	4	26. 6.67	10. 7.67	0
11. 8.67	22. 8.67	11	1			0
	4. 9.67	23	10			0(champ)
24.11.67	7.12.67	13	12	11. 1.68	26. 1.68	7
		5-14				
16. 5.68	25. 5.68	9-20	17	20. 7.68	5. 8.68	16
	6. 6.68	20	6	26. 7.68	15. 8.68	4
29. 2.68	8. 3.68	8	4	26. 4.68	7. 5.68	

— L'Euprocte adulte, les larves âgées aussi bien que les jeunes, sont nourries de larves de Chironomes. Ces dernières très jeunes, coupées en plusieurs morceaux, sont présentées aux jeunes larves d'Euproctes à l'aide d'une pince.

Ces animaux n'acceptent en effet que des proies vivantes. Au bout d'un mois, la jeune larve avale de jeunes Chironomes entiers. Ce mode de nourriture s'est révélé le plus rentable, compte tenu du faible nombre de larves en notre possession. Leur donner des animaux d'un calibre inférieur, telles que Artémies ou Daphnies, exigeait la mise en place d'un élevage supplémentaire.

— Les Euproctes mangent leurs œufs : Despax le signalait déjà et nous-même l'avons observé. Par conséquent, il faut séparer les œufs des adultes aussi vite que possible.

I-3. — HISTOLOGIE.

Toutes les fixations ont été effectuées avec le liquide de Bouin Hollande. On ajoutait du sublimé pour l'examen de l'hypophyse,

fixée sur place. Souvent, pour l'étude de celle-ci, la décalcification était nécessaire (acide trichloracétique à 5 %) : après la fixation et le lavage, on plongeait la tête dans l'acide ; l'hypophyse était extraite quelques jours après. Par cette méthode, nous obtenions facilement l'hypophyse intacte ; l'os était plus souple à manier et l'encéphale plus ferme. La glande thyroïde ne pouvant être retirée, nous la laissions en place dans la mâchoire inférieure. Il convenait de disposer d'une échelle de grandeurs relatives quant au nombre de jours pendant lesquels les pièces devaient rester dans le décalcifiant ; en ce qui concerne l'Euprocte, le nombre s'échelonne de 25 jours chez l'adulte à deux jours chez la larve âgée mesurant 50 mm environ.

Le tégument, les gonades, les branchies ont été étudiées à l'aide des colorations classiques : Hématoxyline de Groat P.I.C., Bleu Alcian, ou Hémalun éosine.

L'hypophyse exigeait des colorations spéciales : nous avons alterné les trois colorations suivantes :

— Bleu Alcian, P.A.S. Orangé G (Bleu Alcian au pH 0,2),
— Fuchsine paraldéhyde,
— Tétrachrome de Herlant.

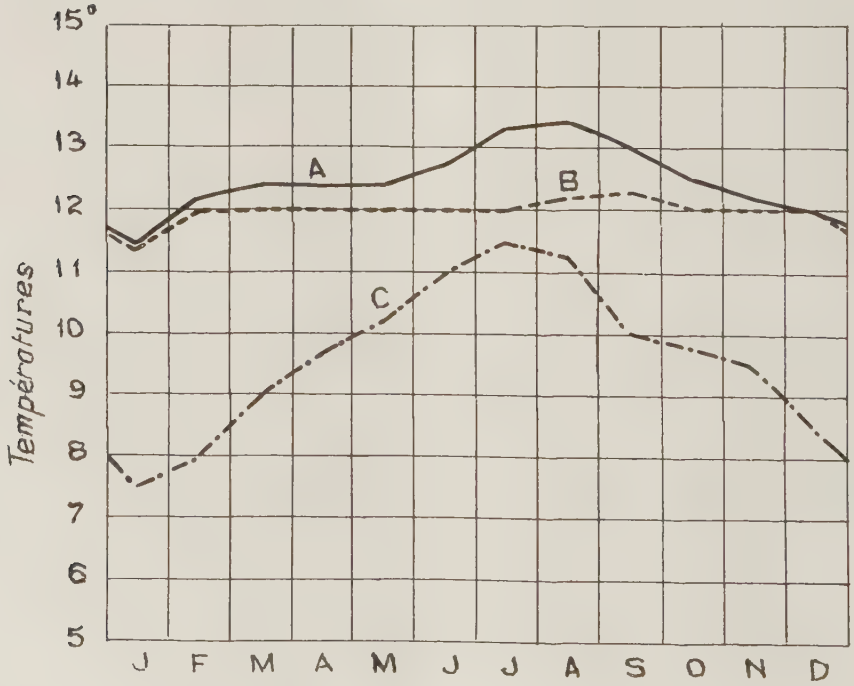


Fig. 4. — Variations saisonnières de température.
A — Grotte de Moulis ; eau courante
B — Grotte de Moulis ; eau stagnante
C — Grotte du Siech.

La première des techniques citées nous a donné les meilleurs résultats.

I-4. — Variations de température de l'eau.

Au cours de nos visites dans les grottes, nous avons pu constater que la température de l'eau subissait des variations qui tout en étant légères, risquaient d'influer sur les cycles. Dès lors, nous devions noter régulièrement les températures mensuelles (fig. n° 4).

Le graphique nous permet de constater :

— des variations de température peu importantes dans la grotte de Moulis ;

— des variations de température plus importantes dans la grotte du Siech à Saurat : la courbe moyenne montre une certaine influence du climat extérieur ; on note une différence de 3-4° entre les mois d'hiver et le mois d'été le plus chaud.

I-5. — Enregistrement des observations.

L'obscurité de la grotte rendait plus difficile nos mesures. Afin que la lumière n'ait aucune incidence sur la métamorphose, la lumière des lampes était atténuée par un écran de plastique rouge ; elles ne donnaient ainsi qu'une faible lueur. La mesure des larves s'exécutait à l'aide de papier millimétré. Dans ces conditions, nous pouvions obtenir, sans trop de risques d'erreurs, la longueur totale de la larve. Les mesures étaient effectuées tous les quinze jours, de l'éclosion de la larve à sa métamorphose et à des intervalles plus espacés au delà de celle-ci.

Toutes les photographies ont été faites au laboratoire : la microphotographie à l'aide d'un appareil de la marque Leitz : Orthomat et la macrophotographie avec le « Leica » de Zeiss.

PREMIÈRE PARTIE.

HABITAT ET CYCLE D'ACTIVITÉ.

L'habitat de l'Euprocte des Pyrénées est connu ; il a été décrit par les auteurs précédemment cités. Notre intention n'est pas de revenir en détail sur les études antérieures consacrées aux épigés, mais d'en extraire brièvement la documentation nécessaire. Les caractères communs et les différences entre la vie de l'épigé et celle de l'hypogé retiendront en particulier assez longuement notre attention.

Chapitre II.

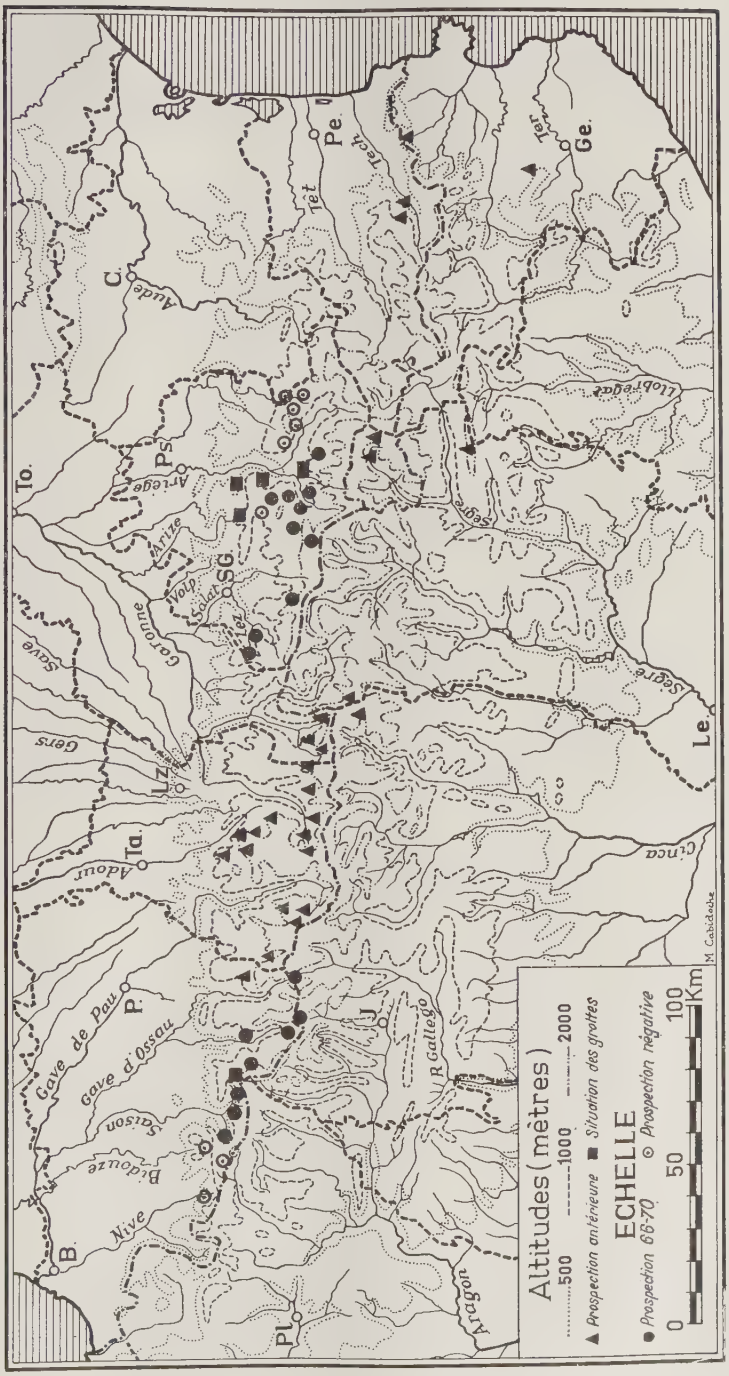
Aire de Répartition.

II-1. — Epigés.

Euproctus asper est un Urodèle spécifiquement pyrénéen. Sa distribution géographique a fait l'objet de rares études — Dugès (1852), Bosca (1877, 1881), Boulanger (1882) —, dont l'une des plus intéressantes est due à Bedriaga (1897). La plus importante (Despax, 1923) mentionne déjà que les renseignements obtenus au sujet de la répartition géographique de l'espèce étaient limités aux principaux centres touristiques de l'époque, et que de nombreuses régions restaient inexplorées en raison de leur difficulté d'accès. Faute de temps, Despax lui-même n'a pu prospecter que la partie centrale de la chaîne (fig. n° 5). En conséquence, il nous restait à parcourir la chaîne des Pyrénées à l'ouest et à l'est des points connus de la région centrale, afin de déterminer les limites orientales et occidentales de l'aire de répartition.

Dans notre travail de 1968, la frontière occidentale de la zone de distribution était reportée largement à l'ouest, au Pays Basque (au niveau des gorges d'Holsarté près de Larrau).

Dans l'aire occidentale de sa répartition, l'Euprocte descend assez bas puisqu'on le trouve en grand nombre au pont d'Amubie à 750 m. Les prospections sont restées négatives dans les régions situées plus à l'ouest, notamment dans plusieurs torrents présentant des conditions favorables, mais dont les eaux possédaient une température de 16°, température supérieure à l'optimum.


Altitudes (mètres)
500
1000
2000
Prospection antérieure
Situation des grottes
ECHELLE
Prospection 68-70
Prospection négative
0
50
100
Km
M. Cabidoche
B.
Pl.
P.
Ta.
Uz.
J.
To.
Ps.
SG.
C.
Pe.
Ge.
Le.
Cave de Pau
Cave d'Ossau
Gave d'Oloron
Nive
Adour
Gave de Pau
Gave d'Aspe
Gave d'Ossau
Gave d'Arrens
Gave de Cauterets
Gave de Pierrefitte
Gave de Gavarnie
Gave de Barèges
Gave de Luz
Gave de Bastan
Gave de Gèdre

Depuis deux ans, nous avons entrepris des prospections dans la moitié orientale de la chaîne, mais elles sont encore inachevées. Nous avons retrouvé l'Euprocte en Ariège ; le bassin d'alimentation de cette rivière reste inexploré. Les points où la recherche de l'animal a été positive sont, d'ouest en est, les suivants :

— dans la région de Saint-Girons,
vallée du Ribeiro,
torrents au-dessus de Castillon,
col de Nédé, Saint-Lary Ariège ;

— dans la région d'Aulus,
bassin formé par le Garbet et ses affluents — l'Arse notamment — à 900 m.

(Initialement, nous avions trouvé des Euproctes à cette altitude ; des déplacements ultérieurs nous ont permis de le rencontrer beaucoup plus haut).

— région de Rabat les Trois-Seigneurs,
torrent de la Courbière en altitude, 1200 m,

— dans la région de Vicdessos,
torrent de Sentenac entre les villages de Suc et Sentenac 1500 m,
dans un affluent du ruisseau d'Arbu, 1300 m,
sur le versant opposé, dans le ruisseau de Montréal 1400 m,

— plus à l'est encore, dans les torrents rive gauche de l'Ariège,
ruisseau d'Aston 1000 - 1500 m.

Remarquons que le bassin du Garbet n'est séparé du versant de Suc et Sentenac que par une crête. Même remarque pour le ruisseau d'Aston et les vallées andorranes dont quelques unes figurent sur la liste de Despax.

La prospection est restée négative sur les affluents rive droite de l'Ariège :

— ruisseau de Caussou et ses affluents,

— ruisseau de Loumet,

— ruisseau de l'Hers et du Basqui (Gorges de la Frau), et dans quelques vallées situées sous le col de Port (1000 m).

Une vaste région reste à explorer : les bassins supérieurs de la Garonne, de l'Aude, du Têt et du Tech. A la suite de ce travail, nous pourrons rendre compte des causes de la localisation en petites colonies de basse altitude (Combes et Knoepffler 1963, 1964 ; Bosca 1877, 1881).

II-2. — Hypogés.

La découverte de l'Euprocte des Pyrénées dans la grotte du Siech (660 m) à Saurat (Ariège), remonte à une quinzaine d'années (Coiffait, 1958). Depuis cette date, l'espèce a été retrouvée dans plusieurs autres grottes en majorité ariègeoises. Citons :

— en Ariège,
la grotte de Labouiche 440 m,
la grotte de Montréal, près d'Auzat 800 m,
la grotte du col del Bouich 600 m,

— au Pays Basque, (Pyrénées Atlantiques),
la grotte du Trou-du-Renard (Saint Engrâce).

Deux grottes qui nous avaient été signalées, la grotte du Roy à Lourdes et celle de Beriac (Boussenac, Ariège) au dessus de Massat, ne contenaient aucun Euprocte, lors de nos visites. Remarquons que les quatres grottes ariègeoises peuplées d'Euproctes sont peu éloignées les unes des autres ; elles se situent dans une zone marginale, à une altitude assez basse.

Chapitre III.

Considérations géographiques et écologiques relatives aux biotopes étudiés.

III-1. — Epigés — Situation des Euproctes dans la chaine des pyrénées.

Les Euproctes se rencontrent dans presque tous les torrents perpendiculaires aux lignes de crêtes dont les eaux descendent directement des sommets. Ces eaux, souvent issues des neiges et des glaciers, sont toujours froides, par conséquent favorables à leur établissement.

Dans les zones situées au nord de la chaîne à moyenne altitude, où les sources ne proviennent pas de hauts sommets, les eaux sont plus chaudes et sujettes à un réchauffement plus important, par suite des pentes plus douces et du débit plus lent des rivières. De telles régions existent par exemple :

— en Ariège ; les affluents rive droite de l'Ariège, venant des versants nord de moyenne altitude, ne contiennent pas d'Euproctes ; les affluents rive gauche, descendant de la chaîne centrale, renferment des exemplaires de cet Urodèle.

— au Pays Basque, les rivières s'enfonçant dans les gorges (telles que Holsarté et Ehujarre) en renferment en nombre important, alors que dans les torrents issus de sources situées plus au nord, n'en hébergent aucun (température de l'eau des gorges début juillet : 9° ; température des sources plus au nord : 16°).

L'Euprocte a été décrit souvent comme une forme de haute altitude vivant dans les eaux glacées ; or, nous avons constaté la présence de cette espèce :

a) souvent au pied de la chaîne :

— lit de la Pique à Bagnères de Bigorre (650 m) ;

— au Pays Basque, l'Euprocte descend relativement bas : 750 m au pont d'Amubie. Le pont étant un « regard » sur le fond de la gorge, cette limite d'altitude est d'ailleurs arbitraire.

Vu le nombre *très important* d'animaux en cette station, on peut supposer que l'Euprocte descend à une altitude encore plus basse ; malheureusement les parois verticales de la gorge et la force du courant n'ont pas permis de fixer la limite inférieure de peuplement. La présence d'Euproctes à cette altitude, au pied de la chaîne, s'explique par la fraîcheur des eaux torrentielles qui descendent des hauteurs. Si l'on constate qu'au mois de juin, le ruisseau d'Olhadoko n'accusait que 9° à 750 m d'altitude, on ne s'étonnera pas de la présence de l'animal à ce niveau relativement bas.

— dans le ruisseau de Velmanya (950 m), au sud de Vinça (Pyrénées Orientales) (Combes et Knoepffler 1963). Encore qu'aucune indication de température ne figure dans cette note, il est probable que celle de l'eau doit être assez fraîche, car elle provient du massif du Canigou (2800 m) situé à proximité, et permet à l'animal d'accomplir son cycle normalement.

b) à basse altitude parfois :

— dans le rio Muga à la Junquera,

— dans le rio Ter à Banyolas, 200 m d'altitude environ, province de Gerona (Bosca, 1877).

— dans la vallée du Mondony, affluent du Tech (Combes et Knoepffler, 1962). Cette station, à 250 m d'altitude, est située en bas des derniers contreforts de la chaîne. Le décalage du cycle sexuel provient du facteur température : celle indiquée de 12° en mars est favorable à l'amplexus et à la ponte, celle de 15° en juin favorable au développement, celle de 18° en août très défavorable à l'animal. Il n'est donc pas étonnant que toute la colonie émigre à cette saison et se réfugie en profondeur pour y retrouver une eau plus fraîche. Nous pouvons d'ailleurs en donner d'autres exemples :

— en été, le déversoir du lac d'Orédon (HP) contient très peu d'eau ; les vasques ont une température de l'eau supérieure à la normale et les Euproctes n'y sont plus visibles ; ils se réfugient sous terre où l'eau coule en parcours souterrain ;

— dans les gorges d'Ehujarre, le ruisseau est presque toujours souterrain l'été ; nous trouvons les animaux au dessus des gorges en altitude ; plus bas, dans les gorges, ils vivent en profondeur. Les colonies de basse altitude indiquées par Bosca et Combes et Knoepffler doivent suivre le même sort avec cette différence que la période sexuelle commence bien plus tôt puisque la température est favorable dès le début du mois de mars.

Selon Astre (1950), les zones de moyenne altitude appelées par lui « marginales » auraient une position variable, de part et d'autre de laquelle des « modifications climatiques entraîneraient pour l'espèce les fluctuations d'avancée vers l'aval ou de recul vers les refuges d'altitude ». Combes et Knoepffler (1964) pensent que les colonies de basse altitude sont nombreuses en individus et stables.

III-2. — Hypogés : La grotte et son environnement.

Sur la carte, on constate que les grottes où vivent les animaux sont à moyenne altitude. Nous prendrons comme exemple celle du Siech à Saurat, que nous avons particulièrement étudiée. La description de la grotte et sa position ont déjà été indiquées (Clergue-Gazeau 1965) ; aussi, porterons nous notre attention seulement sur l'environnement et les populations.

La grotte est située dans une région où, auparavant, l'Euprocte était inconnu : s'agissait-il d'une station éloignée de la limite de

répartition de cet animal, d'un dernier avant-poste dans une zone de retrait ? L'animal pourrait s'y être réfugié lors du réchauffement post-glaciaire.

Au cours de nos études, nous avons remarqué que l'Euprocte vivait dans des zones assez rapprochées de la grotte. Retrouvé déjà dans les affluents du Vicdessos à une vingtaine de kilomètres, nous l'avons observé par la suite beaucoup plus près, au dessus de Rabat les-Trois-Seigneurs, à une douzaine de kilomètres de Saurat. A proximité de la grotte, la montagne a été explorée pendant toute la belle saison, d'avril à novembre : nous n'avons trouvé aucun exemplaire dans les ruisseaux avoisinant la grotte. En altitude, les ruisseaux descendant du col de Port (à 3 ou 4 km) n'en possèdent pas non plus en raison de la température trop élevée. Cet échec dans la recherche de l'Euprocte épigé ne nous satisfaisant pas, nous avons repris la prospection avec plus de méthode, en soulevant chaque pierre et en regardant attentivement chaque dénivellation, dans tous les torrents descendant sur le même versant, et en agrandissant le périmètre d'exploration autour de la grotte. Nulle part, nous n'avons rencontré d'Euprocte et les habitants, interviewés ont répondu qu'ils ne connaissaient pas cet animal.

Par contre un instituteur en retraite, Monsieur Carbonne qui a passé toute sa vie à Saurat nous a dit qu'il le connaissait très bien. il nous a déclaré :

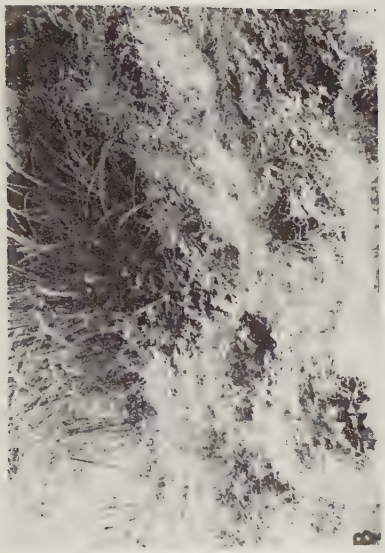
a) l'avoir toujours vu à l'intérieur de la grotte du Siech ;

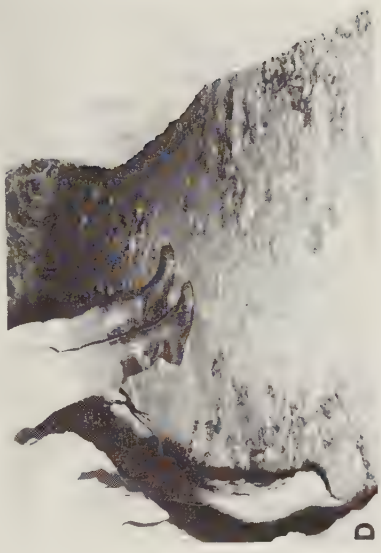
b) ne l'avoir jamais rencontré aux environs immédiats, c'est-à-dire dans les ruisseaux à proximité de la grotte ;

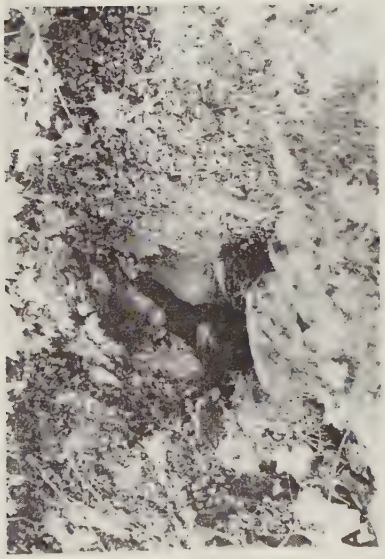
c) *l'avoir vu* pendant son enfance et sa jeunesse menant une vie épigée, dans un affluent de la rivière de Saurat, le Galoch, situé à 2 km de la grotte.

Par la suite, depuis une cinquantaine d'années, il a remarqué son absence dans les ruisseaux de surface. Elle serait selon lui due aux causes suivantes.

La région de Saurat est très peuplée depuis fort longtemps ; les montagnards vivaient surtout du produit de leurs terres et établissaient leurs cultures jusqu'à une altitude élevée ; la terre était ainsi maintenue et les torrents restaient propres et nets. Depuis une cinquantaine d'années, les cultivateurs ont de plus en plus tendance à abandonner la culture pour la remplacer par l'élevage. La terre a subi l'effet de l'érosion ; elle s'est ravinée le long des lisières ; elle s'est accumulée dans les torrents, y déposant de la vase qui jusque-là ne s'y rencontrait pas. Les torrents disparurent sous les broussailles, les ronces et les débris. De plus, le bétail en venant s'abreuver, saccage les ruisseaux. L'ancienne station où l'instituteur observait les Euproctes est devenue un marécage où poussent des Carex, des mousses et la vase se dépose sur une grande épaisseur ; toutes conditions défavorables à la persistance de l'espèce.







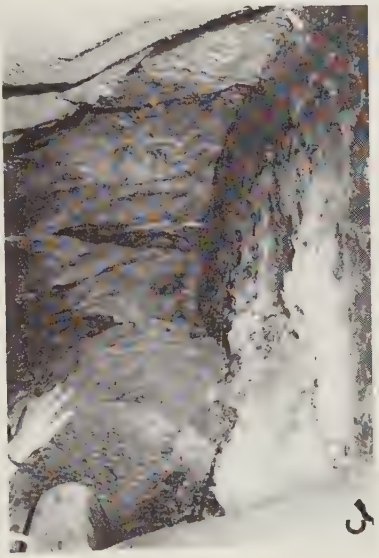


Planche II.

La grotte du Siech.

Extérieur : A — Résurgence du ruisseau souterrain encombrée de végétaux.
B — Le ruisseau se perd parmi les joncs.
Intérieur : C — Petite chute d'eau.
D — Plage de cailloux.

Durant nos recherches, nous avons pu vérifier les dires de Monsieur Carbonne ; vu la pente très forte, le ravinement est considérable ; il est encore aggravé au temps présent par les travaux effectués sur les routes et dans les habitations.

En ce qui concerne le ruisseau qui traverse la grotte, on peut faire deux observations :

— avant sa perte, le torrent est complètement encaissé au milieu d'herbes très hautes, les ronces l'ont envahi ainsi que des débris de toutes sortes : troncs d'arbres, branches et feuilles mortes.

— à sa sortie, résurgence, il s'étale immédiatement dans les prés où poussent des joncs (Planche II A, B) ; si autrefois, le torrent présentait un faciès à Euproctes, tel n'est plus le cas aujourd'hui.

Une autre hypothèse peut être proposée pour rendre compte de la présence de l'Euprocte dans la grotte ; l'animal, à une époque relativement récente devait être répandu dans la région, puisqu'une station existait, il y a une cinquantaine d'années, à moins de deux kilomètres. Initialement, il devait séjourner à l'extérieur et ne devait que passer à l'intérieur de la grotte. Les conditions extérieures devenant de plus en plus mauvaises pour lui (encombrements des torrents), les Euproctes s'y sont cantonnés progressivement. A son intérieur, ils trouvaient un torrent avec dénivellations (Planche II C) exempt de débris et de vase, bien pourvu en pierres et en cailloux (Planche II D, III). De plus, l'eau subit de faibles variations de température (fig. n° 4). En raison de tous ces avantages, l'animal déjà nettement aquatique, a adopté un mode de vie obscuricole, le milieu extérieur lui étant désormais interdit. On peut supposer que pour chaque grotte, la cause de la pénétration de l'Euprocte peut être différente : climat, état du ruisseau extérieur, etc. Il existe cependant entre elles un point commun : situées dans la zone de « moyenne altitude », elles sont proches de la limite de répartition de l'espèce et servent de refuge. Ce sont parfois des refuges temporaires comme c'est le cas à Montréal, où l'animal est présent aussi bien à l'extérieur qu'à l'intérieur de la grotte.

Dans d'autres cas, la grotte devient l'unique biotope de l'espèce ; c'est le cas de la grotte de Saurat.

L'origine de l'habitat de l'Euprocte dans la grotte du Siech, depuis le réchauffement quaternaire ou depuis une époque plus récente est une question qui sera reprise dans notre conclusion générale.

Si les modifications liées à la vie cavernicole sont importantes il paraît probable que l'Euprocte vit depuis longtemps dans le milieu souterrain. Si elles le sont moins, on peut supposer que l'animal a progressivement abandonné le milieu extérieur, à une époque récente et n'a subsisté que dans la grotte.

Remarques :

1. L'Euprocte ne colonise la grotte qu'à partir d'une soixantaine de mètres de l'entrée ; il demeure par conséquent dans les zones complètement obscures.

2. Dans nos visites de grottes, au cours de sept ans de recherches, nous avons constaté qu'aucun animal n'a été observé hors de l'eau ; il est donc entièrement aquatique. Ceci confirme nos observations sur les animaux de surface : l'animal ne quitte l'eau que lorsque celle-ci atteint une température inférieure à 6°.

Dans la grotte, la température de l'eau est toujours supérieure à 6°, aussi l'animal mène constamment une vie aquatique. En élevage, l'adulte hypogé ne sort de l'eau que pour se placer sous les cascades tandis que l'épigé, tout au moins dans sa jeunesse a tendance à sortir de l'eau après sa métamorphose, comportement qui n'a pas été constaté chez les hypogés.

3. Dans les grottes, l'animal n'est pas indépendant du monde extérieur.

En effet :

a) il subit quelques variations thermiques (fig. n° 4).

b) il reçoit de l'extérieur sa nourriture ; comme nous l'avons exposé précédemment (Clergue-Gazeau, 1969) elle consiste surtout en larves d'insectes. Son rythme de vie est lié aux variations saisonnières du milieu extérieur : en été, la température est de 11° et la nourriture suffisante ; en hiver, la température est de 8-9° et la nourriture à peu près nulle. Pendant cette dernière période, l'animal maigrit beaucoup. Cette petite colonie doit sûrement sa survie à ce qu'il n'y a aucun prédateur à l'intérieur de la grotte (hormis l'homme).

III-3. — Populations.

A chaque visite et quelles que soient les saisons, nous observons régulièrement la présence de 8 à 15 individus. Nous en prélevions le moins possible pour ne pas dépeupler la grotte. A nos dernières visites, leur nombre n'avait cependant pas diminué.

Le résultat de nos recherches qualitatives et quantitatives est indiqué dans le tableau ci-après.

A Saurat les adultes sont nombreux ; le nombre de jeunes est plus important, sensiblement le double ; par contre, le nombre de larves est très faible (fig. n° 6). Comme on constate une disproportion très grande entre le nombre des jeunes et celui des larves, nous en concluons que les larves doivent se tenir dans des stations où le courant est plus calme, et dans les interstices de la roche où l'homme ne peut accéder.

La différence entre le nombre des ♂ et celui des ♀ est importante, puisqu'on compte seulement 31 ♀ pour 90 ♂.

Une disproportion analogue a été déjà mentionnée chez une autre espèce d'Urodèle : la Salamandre. Kaufmann (1913) admet un pourcentage de 70 % de ♂ dans les Karpathes. Gasche (1939) ne trouve que 25 % de ♀. Pour Joly (1968), la « sex ratio », comportant un excès de mâles, dépend partiellement tout au moins de facteurs

PLANCHE III.

La grotte du Siech.

Intérieur : A — Couloir.
B — Coude entre deux couloirs.
C — Jeune Euprocte parmi les pierres.

TABLEAU III.

Répartition des Euproctes à chaque visite de grotte (Saurat).

Date	Adultes		Jeunes	Larves	Nombre total d'individus
	♂	♀			
J 25. 1.62	2		4		6
14. 1.70	1		25		26
F 5. 2.66	8	3	1		12
M 30. 3.63	10		3	1	14
17. 3.65	5	3	4	1	13
A 24. 4.68	3	2	1		6
7. 4.70	1		8		9
M 2. 5.62	1		4		5
10. 5.63	4	1	2		7
1. 5.65	5	2	3		10
J 20. 6.62	8	3	8		19
22. 6.67	3	2	2	4	11
12. 6.69	3	2	9	1	15
J 7. 7.63	2	1	10		13
25. 7.70	1		6		7
A 11. 8.63	9	2	3		14
27. 8.68	2	5	8	1	16
22. 8.70	1		11		12
S 25. 9.67	4		11	1	16
O 24.10.69	5	3	13		21
N 19.11.61	7	2	5		14
25.11.62	3		23		26
D 21.12.67	2		6	3	11
Total	90	31	170	12	303

écologiques. Nous nous rangerons à son avis, les descendants hypogés en élevage révélant une proportion de ♀ plus importante que de ♂. Cependant, nous ne pouvons observer dans la grotte d'origine qu'une partie du ruisseau souterrain.

On a vu dans la rivière de Labouiche, au niveau des cascades et des dénivellations, des adultes sans toutefois pouvoir les capturer. Ils sont de taille normale et semblables à ceux de Saurat, alors que dans nos stations habituelles, les ♀ sont, pour la plupart, de petite taille et immatures.

a) Comparé au nombre d'adultes et de larves, le nombre des jeunes est important dans les deux grottes (les 2/3 environ de la totalité des individus). On peut en déduire que ces colonies sont sinon

prospères puisque le nombre d'individus est faible, du moins pérennes : les jeunes deviendront bientôt des adultes. Le nombre d'animaux n'est certainement limité que par la quantité de nourriture disponible.

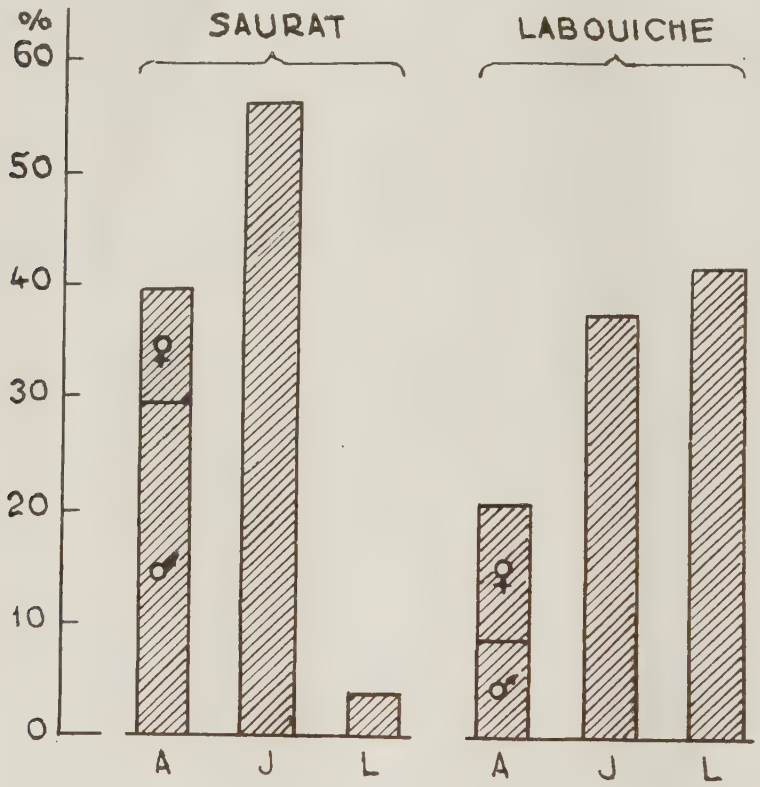


Fig. 6. — Diagramme de répartition des Euproctes à Saurat et à Labouiche.

b) La grosse différence que l'on relève entre les deux grottes réside dans le nombre de larves (fig. n° 6). A la grotte du Siech, le nombre de larves est très faible. Les larves se trouvent dans une eau plus calme que le courant principal ; celles que nous avons observées étaient déjà d'une certaine taille (comprise entre 50 et 75 mm). A Labouiche où le courant de la rivière est beaucoup plus faible et où le volume d'eau est beaucoup plus important (largeur 2 m, profondeur entre 0,80 m et 2 m) le nombre de larves est très élevé (Tableau IV). L'animal peut nager en pleine eau mieux que dans la grotte du Siech.

c) A Saurat, le nombre d'individus observés en une visite varie entre 9 et 26, la moyenne étant de 13. Les moyennes des mois d'hiver et d'été sont de 16 et de 14 ; ces nombres sont à peu près constants.

La même proportion des catégories d'individus se maintient quelle que soit la saison. Même remarque en ce qui concerne la grotte de Labouiche.

TABLEAU IV.

Répartition des Euproctes à chaque visite de la rivière de Labouiche.

Date	Adultes ♂	Adultes ♀	Jeunes	Larves	Total
F 23. 2.64	1	3	9	4	17
14. 2.67	2	3	2	5	12
14. 2.68	2	2	9	3	16
M 1. 3.63			3	11	14
A 1. 4.65	2	2	3	6	13
5. 4.68			3	5	8
J 7. 7.66	2	3	9	8	22
D 15.12.67	1	1	5	6	13
Total	10	14	43	48	115

III-4. — EUPROCTES ET TRUITES.

Aucun autre Vertébré aquatique n'a été observé dans les grottes à Euproctes. Quant aux épigés, il semble que la truite seule pénètre dans les eaux aussi froides que celles qui hébergent les Euproctes, nous la voyons cohabiter avec lui : c'est le cas dans le Lac Long réserve d'Estibère et surtout dans les rivières du Pays Basque, où les deux espèces sont l'une et l'autre abondamment représentées. L'Euprocte est parfois mal vu des pêcheurs : c'est le cas dans la région du Vicdessos où la truite a disparu du ruisseau de Sentenac tandis que l'Euprocte a subsisté. L'animal est pourchassé : on l'accuse de détruire les truites ; or, à la dissection, tous les Euproctes, sans exception ont révélé une malformation du tube digestif due certainement à la présence de parasites. On peut supposer qu'un alevinage parasité ou un apport étranger a anéanti les truites. Les Euproctes ont résisté, mais présentent néanmoins une déformation de tout le tube digestif sous forme de boursouflures. Ce ruisseau est le seul, à notre connaissance, qui renferme des animaux présentant ces symptômes.

III-5. — PIGMENTATION - TÉGUMENT.

Dans la grotte, l'animal adulte possède une couleur marron clair mais il ne l'acquiert que progressivement. Aussitôt après la métamorphose, il présente une teinte noire avec une raie jaune plus ou moins apparente. Il s'éclaircit progressivement en passant par toute la gamme des bruns. Les spécimens les plus anciens que nous ayons

observés présentent une teinte tirant vers le beige rosé ; ils sont couverts de très gros tubercules qui donnent à leur tégument un aspect chagriné. En raison de cette teinte et des tubercules saillants, les cavernicoles se rattachent à la forme ariègeoise locale qui possède la même teinte plus foncée et des tubercules proéminents.

Rappelons, comme il est connu depuis longtemps, que la teinte et les tubercules varient énormément suivant les régions ; Wolterstorff (1925) avait même consacré une étude aux différentes formes locales en particulier la forme *castelmouliensis* caractérisée par ses tubercules très saillants.

Au Pays Basque, l'Euprocte présente une teinte verte plus ou moins foncée, bien différente de la teinte des spécimens ariègeois. En altitude, à 2500 m dans les Pyrénées Centrales, les tubercules sont beaucoup moins saillants et la teinte s'assombrit parfois jusqu'au noir complet. Ainsi, on ne peut introduire dans la diagnose de l'Euprocte des Pyrénées ni la teinte, ni les tubercules, qui sont fort variables.

Chapitre IV.

Cycle d'activité.

IV-1. — Epigé.

Le cycle dépend principalement de la température extérieure. L'Euprocte adulte apparaît aussitôt après la fonte des neiges, lorsque le torrent commence à se réchauffer (température de 7 à 8° à 2500 m).

A cette époque, on ne trouve que des adultes, mais aucune larve ; l'eau est encore trop froide !

Les adultes se rencontrent surtout dans les cascades (fig. 1) ; il semble que cette eau turbulente leur soit favorable. Ce comportement a été maintes fois remarqué, aussi bien dans la nature que dans les élevages. D'après nos observations, les mâles apparaissent les premiers, quelques jours après, c'est le tour des femelles ; les premiers accouplements ont lieu aussitôt. Les mâles se dispersent ensuite dans les bras du torrent où on les trouve sous les pierres. La femelle quitte les eaux bouillonnantes pour s'installer dans de petites vasques plus tranquilles, alimentées par un filet d'eau. Elle y pond ses œufs un par un, les cache bien calés entre deux pierres (fig. 2, chapitre I). Les larves éclosent 40 à 45 jours plus tard ; dans les lieux de ponte, la température est de 12-14°C.

Tous les individus, larves, jeunes et adultes demeurent dans l'eau jusqu'aux premières neiges. A cette époque, la température s'abaisse brusquement de 11-10° à 5-4°. Du jour au lendemain, les Euproctes disparaissent : les larves s'enfouissent profondément dans le sable tandis que les adultes s'enfoncent dans la terre et sous les rochers.

En résumé, le cycle est fonction de la température de l'eau et donc des conditions climatiques. On trouve là l'explication de la durée d'une vie active deux fois plus longue chez les animaux demeurant dans les régions d'altitude moyenne (1000 m) ; on les trouve dans l'eau dès avril et ils demeurent en activité, souvent jusqu'à fin novembre. Ces conditions rendent compte également du décalage qui se manifeste dans le cycle des animaux de basse altitude par rapport aux montagnards. Les premiers se rendent à l'eau très tôt au printemps ; la période sexuelle se déroule pendant tout le printemps. En août, la température est très élevée (eau à 18°) ; à cette époque, l'Euprocte disparaît ; sa période de reproduction commence un mois au moins avant celle de l'Euprocte de moyenne altitude, quatre mois avant celle de l'animal de haute altitude.

IV-2. — Hypogé.

Nous ne pouvons pas fournir de données précises sur le cycle de vie des animaux vivant dans les grottes ; les Euproctes demeurent

dans l'eau toute l'année. La moyenne des populations hivernales est du même ordre de grandeur que celle des peuplements estivaux (respectivement 16 et 14). Les adultes se rencontrent en toutes saisons ; apparemment, ils ne semblent pas avoir « souvenance » du mode de vie alterné des épigés.

Conclusion de la première partie.

De l'étude de cette première partie, nous retiendrons que :

1. Les anciens herpétologistes attribuaient à l'Euprocte une aire de répartition restreinte. Il découle de nos prospections que l'Euprocte est présent non seulement tout le long de la chaîne des Pyrénées mais encore que la largeur de son aire de répartition s'accroît à condition que les eaux torrentielles froides descendent assez bas en moyenne altitude.

2. La grotte semblait à l'origine représenter un « bastion » isolé au sein de l'aire de répartition générale ; en réalité, elle se trouve dans une zone dite de « moyenne altitude » où l'Euprocte est fréquent. La forme épigée s'est retirée récemment ; quelques exemplaires se seraient réfugiés dans le domaine souterrain ainsi qu'il résulte de l'enquête que nous avons poursuivie sur les lieux.

3. La population de la grotte vit cantonnée à l'intérieur, à partir de 60 m de l'entrée ; ses seules relations avec l'extérieur s'effectuent grâce au torrent, qui lui apporte la nourriture et influe sur le climat.

4. Le cycle d'activité de l'épigé dépend de la température de l'eau. L'hypogé demeure dans l'eau toute l'année : la seule observation ne permet pas de reconnaître l'existence d'un cycle d'activité comparable à celui de l'épigé.

Deux hypothèses ont été proposées pour rendre compte de la colonisation des grottes par l'Euprocte : la première, la plus ancienne considère la grotte comme un refuge occupé dès l'époque du réchauffement qui a suivi la fin des glaciations quaternaires, les stations d'Euproctes seraient des biotopes « relictes ».

Dans la deuxième hypothèse, la grotte aurait été colonisée à une époque beaucoup plus récente lors de l'abandon des terres d'altitude par les cultivateurs, abandon qui aurait provoqué un ravinement considérable et un régime totalement différent du torrent. Nous reprendrons cette question dans les conclusions de notre ouvrage et l'ensemble des données acquises permettra de formuler une interprétation plus solidement étayée.

DEUXIÈME PARTIE.

DÉVELOPPEMENT ET MÉTAMORPHOSE.

Avant-propos.

Afin de mieux discerner les effets de la vie cavernicole sur le développement de l'Euprocte, il convenait au préalable de connaître parfaitement la biologie de la forme épigée.

Au siècle dernier, l'étude de cet Urodèle porta essentiellement sur sa place dans la systématique ; les larves ne retinrent que rarement l'attention des zoologistes (Bedriaga, 1897). Wolterstorff (1925) en fit état dans sa détermination de différentes formes locales : nous avons dit dans la première partie de notre ouvrage, ce qu'il fallait penser de ces variétés.

Despax (1923) s'intéressa, le premier, à la biologie de l'Euprocte. Il nous donna des renseignements précieux sur la croissance. Il ne s'est pas contenté de décrire les larves à leurs différents stades, à l'exemple des auteurs de descriptions morphologiques parues à cette époque. Des élevages lui ont permis d'apporter des données précises sur le développement et la durée des étapes de leur vie larvaire. Cependant, ces données étaient trop incomplètes pour pouvoir être utilisées dans le cadre d'une comparaison avec les hypogés. Aussi, nous avons repris cette étude sur de nouvelles bases en tentant de rendre compte de l'influence de l'altitude, en analysant les courbes de croissance et en complétant certains points demeurés obscurs. Les données acquises permettront de rendre compte de façon plus exacte des conditions de développement de l'Euprocte dans le milieu souterrain.

Chapitre V.

Les Euproctes épigés.

V-1. — Développement embryonnaire.

Etudiant le développement embryonnaire de l'Euprocte, Gasser (1965) complète les observations de Despax relatives aux stades larvaires. Nous résumerons brièvement les résultats du travail de Gasser : développement lent, caractérisé par l'absence de balanciers et croissance précoce des membres postérieurs. De la ponte à l'éclosion l'embryon se développe en 45 jours (à 12°C).

Afin de fixer la température optimale, ainsi que la durée du développement embryonnaire, des observations en élevage ont été entreprises :

— à 18°C, la durée du développement embryonnaire est de 24 jours,

— à 15°C, la durée du développement embryonnaire est de 30 jours,

— à 12°C, la durée du développement embryonnaire est de 42-44 jours,

— à 9°C, la durée du développement embryonnaire est de 68-70 jours.

Comme nous l'avons dit précédemment, il est difficile en été, de maintenir, à l'aide d'un thermostat la température à 6-7°, voici les résultats obtenus :

a) le seuil de température Ts par l'intermédiaire de la constante thermique. On appelle constante thermique pour une espèce donnée la relation entre la durée du développement, mesurée en jours (N) et la température ; soit :

(T — Ts) N = Constante

T = Température correspondant au nombre de jours de développement

N = Nombre de jours

En appliquant la règle :

(9 — Ts) 68 = (12 — Ts) 44 = (15 — Ts) 30 = (18 — Ts) 24

Il en résulte que le seuil de température a une valeur de 4°5 pour une constante thermique de 310 environ. Remarquons que ce seuil est particulièrement bas. Le développement peut s'effectuer entre les températures de 4°5 minimales et 24° maximales.

b) La constante thermique est très élevée. Si nous la comparons à celle de *Rana temporaria* par exemple, qui n'atteint que 60, ce nombre élevé de 310 correspond à un développement extrêmement lent.

c) Les élevages ont montré qu'un développement normal se déroule à une température de 12-15°. Une température supérieure fournit quelques anomalies dans le développement et l'on assiste à une augmentation sensible de la mortalité ; une température inférieure accroît démesurément la durée du développement.

d) Dans les conditions naturelles, l'œuf se trouve toujours au moment de la ponte dans une eau dont la température est comprise entre 12 et 14°C, ce qui correspond à une période embryonnaire comprise entre 30 et 45 jours.

V-2. — Développement larvaire. — Croissance.

A. *Dans la nature.*

a) Despax (1923) mentionnait déjà une longue durée de vie à l'état larvaire ; elle peut parfois dépasser un an. Cette constatation lui semblait importante, puisque en 1924, un an seulement après sa thèse, il précisait sa pensée dans une courte note : « l'influence de l'altitude et celle des autres conditions de milieu agissent de façon marquée sur l'adulte pour déterminer sa période de ponte ; il ajoutait : « ces influences ne semblent pas avoir d'action bien sensible sur les larves puisque aux environs du lac d'Orédon tout comme au lac d'Oncet, le développement larvaire exige un peu plus d'un an pour s'accomplir ».

b) Ces conclusions demandaient cependant à être confirmées. Ce fut l'objet de recherches qui nous occupèrent pendant deux années consécutives : 1964 et 1965 (Clergue-Gazeau et Beetschen, 1966). Le développement des larves fut suivi dans deux stations d'altitudes différentes :

— à 1000 m (Aulus-les-Bains), la larve éclose en été, poursuit son développement le printemps et l'été suivants ; la métamorphose s'opère au cours du deuxième été.

— à 2328 m (déversoir du lac supérieur — Réserve d'Estibère), la métamorphose a lieu durant le troisième été, à l'expiration d'une période qui s'étend sur deux hivers et trois étés.

Au cours de l'été 1966, pendant lequel la température fut particulièrement froide, de nombreuses larves de troisième année (60 à 64 mm), qui auraient dû se métamorphoser en juillet et en août, restaient dans le même état à la fin du mois de septembre. Il était donc intéressant de revenir au début de juillet de l'année suivante afin de les examiner à nouveau. Le 11 juillet 1967, l'examen des larves du déversoir a montré qu'elles se trouvaient au même stade que les années précédentes : 35 à 40 mm pour les larves du deuxième été, 56 à 59 mm pour les larves du troisième été. Nous n'avons pas trouvé trace des larves de 60 à 64 mm de la fin septembre 1966 ; elles se sont probablement métamorphosées pendant le mois d'octobre, avant que le lac ne soit pris par les glaces, prolongeant ainsi de deux mois leur vie larvaire.

A l'inverse de ce que pensait Despax, en 1924, l'altitude joue un rôle important sur la durée de la vie larvaire puisqu'à 2328 m, celle-ci est prolongée d'un an.

Citons à titre comparatif, quelques exemples empruntés à d'autres espèces de Batraciens.

Despax relate quelques observations relatives au Triton palmé : « dans les points les plus élevés où parvient l'espèce (2000 m) le développement larvaire demande près d'un an pour s'effectuer ; dans la plaine où l'espèce fréquente les eaux très chaudes, ce développement peut se faire en un temps minimal de quatre mois ». Angelier (1961) confirme ce résultat.

Dans une note ultérieure, Angelier E. et Angelier M. L. (1964) estiment que la durée de la vie larvaire d'*Alytes obstetricans* (un Anoure cette fois-ci) peut s'étendre sur 20 ans au moins en montagne, alors qu'en plaine les têtards éclos au printemps achèvent leur métamorphose à la fin de l'été. Dans un travail publié en 1968, ils font état d'un allongement considérable de la vie larvaire du têtard de *Rana temporaria*, en fonction de l'altitude.

La lenteur du développement de ces Amphibiens, dans les habitats de haute altitude, s'explique par la rigueur du climat montagnard. A 2500 m, les lacs ne dégèlent que de juillet à octobre ; la larve ne s'accroît que pendant cette période.

La durée du développement larvaire est soumise aux mêmes lois que celle du développement embryonnaire observée dans les élevages, c'est-à-dire qu'elle est d'autant plus longue que la température est plus basse.

c) Les larves de haute altitude, qui accusent un retard de un an pour parvenir au stade de la métamorphose mesurent 60 mm alors que des larves observées à Aulus, lieu situé à une altitude de 1000 m, mesurent 48-50 mm. Plus sa métamorphose est retardée, plus la larve acquiert une grande taille. Bedriaga (1897) avait déjà mentionné ces larves qu'il appelait « géantes » ; elles sont très communes, nous en avons rencontrées des centaines. Par contre, la larve de 78 mm observée par Despax conserve un caractère exceptionnel. Aucune, de nos larves ne mesurait plus de 64-65 mm.

d) Le Triton palmé a retenu également l'attention de Despax : cet Urodèle ne peut effectuer sa métamorphose avant l'hiver en raison du froid : « la prolongation est telle qu'au lac de Pradeille, la maturation des éléments sexuels commence avant que les larves aient perdu leurs branchies. On se trouve en présence de cas de néoténie au moins partielle ».

Chez l'Euprocte, nous n'avons pas observé de cas semblables. Cependant, nous verrons plus loin que dans certaines conditions, la larve d'Euprocte parvient à un stade analogue.

B. — *En élevage.*

Nous disposons maintenant, pour les Euproctes épigés de deux modalités de développement à l'état larvaire :

— 14/15 mois à 1 000 m
— 24/26 mois à 2 300 m

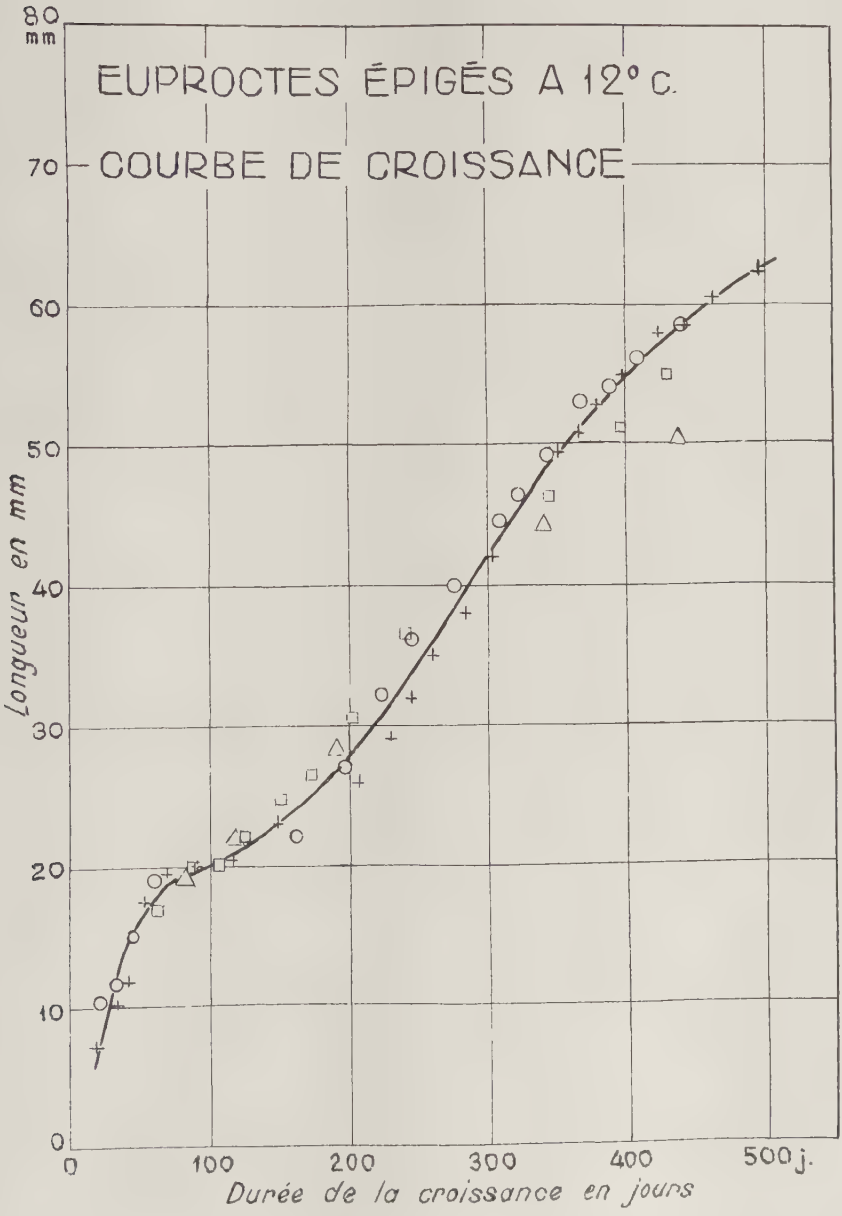


Fig. 7. — Courbe de croissance : Euproctes épigés.

Ces résultats exprimés sous cette forme, sont difficiles à comparer avec ceux obtenus pour la forme cavernicole. En effet :

1. Les larves qui vivent dans les grottes sont soumises à une température à peu près constante : elles peuvent donc s'accroître régulièrement ;

2. La rareté des formes cavernicoles n'a point permis de suivre leur développement dans leur milieu naturel.

3. Les épigés ont fourni des résultats très différents, suivant l'altitude, d'où la difficulté d'établir des comparaisons. Ainsi, une comparaison précise ne peut être obtenue qu'à la suite d'élevages. Le milieu dans lequel vit l'hypogé diffère de celui de l'épigé en deux points :

— la température de l'eau varie peu
— l'animal vit à l'obscurité complète.

Les différences portent donc sur deux paramètres : température de l'eau et obscurité.

Les épigés vivent dans des eaux dont la température est variable et sont soumis à la lumière du jour. Pour éprouver l'action du facteur lumière, il suffisait de maintenir constante la température de l'eau. La température de la grotte de Moulis dans laquelle sont effectués les élevages d'hypogés est de 12° et ne présente que de faibles variations au cours de l'année. En élevant épigés et hypogés à la même température, il nous est loisible d'éprouver l'action de l'obscurité sur la croissance.

Par ailleurs, des élevages maintenus à la lumière du jour ont été conduits au Laboratoire de Zoologie de Toulouse, dans des aquariums à température constante. La longueur de chaque individu, comprise entre le bout du museau et l'extrémité de la queue est relevée tous les quinze jours. Quatre séries de larves groupant 50 individus ont fourni les valeurs de la taille en fonction du temps. Ces valeurs sont reportées sur le graphique ci-joint établi en coordonnées cartésiennes fig. n° 7 (en abscisses le nombre de jours et en ordonnées les longueurs).

D'après la courbe moyenne obtenue, les écarts portant sur 47 larves mesurées en 507 observations présentent un écart-type de

$$\sigma = \pm 2{,}2 \text{ mm}$$

et leur classement fait ressortir une anomalie dans leur distribution.

Résultats.

a) moyennes des observations. (Tableau V).

b) la durée totale du développement depuis la ponte jusqu'à la métamorphose est de 14/15 mois.

c) l'accroissement de la taille est irrégulier : les élevages ont mis en évidence l'existence de deux périodes de croissance rapide séparées par un intervalle de temps pendant lequel l'accroissement est presque nul. Cette discontinuité dans la croissance avait déjà été notée par Despax ; il en rendait compte en invoquant le cycle ther-

mique annuel : dans la nature, les larves se trouvent en hiver dans un milieu recouvert par de la glace et de la neige ; elles subissent donc un arrêt dû au froid. Il résume ses observations dans la phrase

Tableau V.

Série I		Série II		Série III		Série IV	
Age (jours)	Taille (mm)	Age (jours)	Taille (mm)	Age (jours)	Taille (mm)	Age (jours)	Taille (mm)
52	17,5	44	15	61	17	82	19
58	18	62	19	87	20	117	21,6
68	19,5	161	22	106	20,1	189	28,2
89	20	196	27	124	22		
117	20,5	223	32	151	24,8		
149	23	245	36	172	26,4		
207	26	275	40	201	30,5		
230	29	309	44,5	241	36,4		
245	32	322	46,2	343	46,3		
260	35	341	49	396	51,2	340	44,2
284	38	367	53,2	429	55	437	50,4
310	44	386	54				
350	49,5	408	56,1				
365	50,9						
397	55						
342	58,4						

suivante : « La marche du développement n'est donc pas entièrement déterminée par les conditions actuelles dans lesquelles se trouvent placées les larves ; elle reste soumise, dans une certaine mesure, à une sorte de rythme héréditaire ». Cette constatation nous conduit à penser que ce ralentissement temporaire de la croissance pourrait également provenir de la moindre luminosité des mois d'hiver. Or, les observations relatives à quatre séries d'élevages ont débuté à des époques différentes : juin, juillet, septembre et octobre. Le ralentissement de la croissance sensiblement moindre chez les individus des mois de juin et de juillet, période pendant laquelle les jours sont les plus longs, présente à notre avis peu d'importance. D'ailleurs nous verrons par la suite que :

— de jeunes larves cavernicoles placées en lumière naturelle, ne subissent aucun arrêt de croissance ;

— l'arrêt de croissance ne se manifeste plus chez des descendants d'épigés maintenus en élevage à température constante.

c) Nous avons étudié la durée du développement larvaire à 12, 15 et 18°C :

— à 12° la croissance, de la ponte à la métamorphose, est de 14-15 mois,

— à 15° la croissance, de la ponte à la métamorphose, est de 12 mois,

— à 18° la croissance, de la ponte à la métamorphose, est de 11 mois.

La courbe de croissance a été dressée pour une température de 12°C.

Remarques :

— à 18°, quelques perturbations commencent à se manifester : la queue de plusieurs larves se courbe légèrement ; on note également une augmentation de la mortalité ;

— à 12°, tous les individus entrent en métamorphose sensiblement à la même époque et présentent des longueurs semblables ; à 15°, les débuts de la métamorphose sont quelque peu étalés, alors qu'à 18°, les métamorphoses d'une même série s'espacent dans le temps (Fig. n° 8) ; de plus, les individus présentent des tailles très variables.

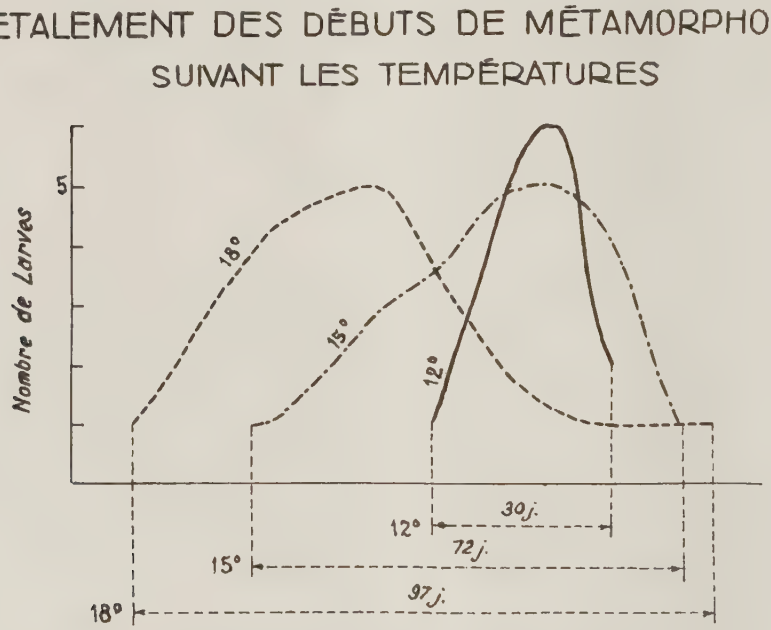


Fig. 8. — Etalement des débuts de métamorphose suivant les températures.

Lorsque la température de 12 à 15°, qui correspond au seuil optimal de développement, est dépassée, les rapports entre taille et métamorphose deviennent moins précis.

— Lorsqu'on élève la température, la métamorphose se produit plus tôt ; la longueur de la larve est plus faible. En élevage, nous avons observé les dimensions suivantes :

— à 12°C, la larve mesure en moyenne 55,5 mm à la métamorphose,

— à 15°C, la larve mesure en moyenne 53 mm à la métamorphose,
— à 18°C, la larve mesure en moyenne 50,5 mm à la métamorphose.

Cependant, la différence des longueurs de 5 mm, n'est pas significative car elle ne subsiste que durant trois ou quatre mois ; nous avons noté des écarts plus importants suivant l'altitude (10 à 12 mm), en relation avec une prolongation de la vie larvaire de 12-14 mois.

V-3. — La métamorphose.

Les différents stades de la métamorphose chez les Urodèles ont moins retenu l'attention des zoologistes que les modifications spectaculaires présentées par les Anoures. Grant (1930) fait la description des différents stades de la métamorphose chez *Triturus viridescens* et *Amblystoma punctatum*. Elle distingue deux phases :

a) Métamorphose débutante, caractérisée par :
— l'apparition du pigment juvénile,
— l'apparition des glandes cutanées.

b) Métamorphose proprement dite :
— régression de la nageoire caudale,
— transformation de la tête,
— disparition des branchies,
— première mue.

Dans une note précédente (Clergue-Gazeau, 1969), nous avons décrit les métamorphoses de l'Euprocte. Elles se déroulent en un mois environ, à la température de 12°, et les différentes phases se succèdent sans interruption.

Elles sont donc beaucoup plus lentes que celles de la plupart des autres espèces d'Urodèles :

24 h chez *Amblystoma opacum* et 8 jours chez *Triturus viridescens*.

V-4. — Croissance juvénile — Etat adulte — Longévité.

La croissance des Euproctes placés en élevage est indiquée dans le tableau ci-dessous :

Tableau VI.

Date de ponte	Age				Métamorphose
	1 an	2 ans	3 ans	4 ans	
Epigés	mm	mm	mm	mm	mm
10-65	49,5	70,5	86	102	58,4
12-65	48	70,5	85	101	56
7-67	46	66,5	82		55
10-67	47	67	84		55

Au laboratoire, l'Euprocte juvénile devient adulte entre deux ans et demi et trois ans. La durée totale du développement est de l'ordre de quatre ans.

Si nous transposons ces données au développement dans le milieu naturel, nous obtenons les chiffres suivants : la jeune larve vivant à 1000 m d'altitude exige 15 mois pour atteindre le stade de la métamorphose, soit à peu près le même temps qu'en élevage ; donc une durée équivalente de développement lui est nécessaire pour parvenir à l'état adulte.

A l'altitude de 2300 m, la larve met un peu plus de deux ans pour parvenir au stade de la métamorphose, soit un tiers de plus qu'en élevage. En extrapolant, on peut admettre que l'état adulte est atteint en :

$$\frac{4 \text{ ans} \times 24}{15} = 6 \text{ ans}$$

Quant à la longévité de l'Euprocte, il ne nous a pas été possible d'en estimer la durée, ceci en raison de la lenteur de son développement et du temps dont nous disposions pour préparer cette thèse. Nous pourrons cependant apporter quelques précisions quant à la forme cavernicole.

V-5. — Conclusions relatives a l'Euprocte épigé.

Nos élevages ont établi l'extrême lenteur du développement de l'Euprocte. La chronologie des principales étapes est la suivante :

— développement embryonnaire ..... 45 jours
— développement larvaire ..... 14-15 mois
— métamorphose ..... 1 mois
— croissance juvénile ..... 2 ans 1/2-3 ans

ce qui correspond à un total d'environ quatre ans pour parvenir à l'état adulte. On notera l'irrégularité de la courbe de croissance découlant de l'alternance des températures d'hiver et d'été en altitude. Dans la nature, la durée de la croissance larvaire est fonction de l'altitude ; elle est d'autant plus longue que l'altitude est plus élevée. La métamorphose est alors plus tardive, compte tenu des basses températures de ces régions.

Chapitre VI.

Les Euproctes hypogés.

VI-1. — Croissance des larves.

A. *Elevage.*

A 12°, la croissance embryonnaire est la même chez la forme épigée et le type cavernicole. L'étude histologique des embryons nous a permis de retrouver les mêmes stades aux mêmes âges. D'ailleurs, les dates d'éclosion coïncident dans l'une et l'autre forme.

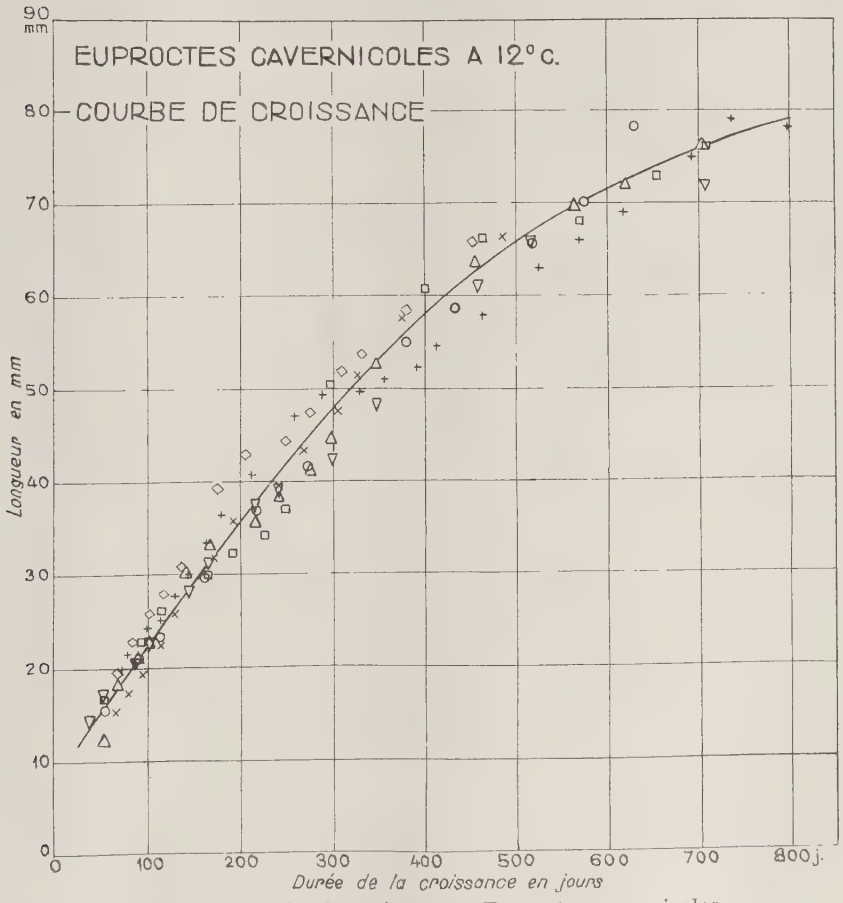


Fig. 9. — Courbe de croissance : Euproctes cavernicoles.

Au début de nos recherches, nous nous sommes trouvée dans l'obligation de provoquer artificiellement la ponte, en ayant recours aux hormones hypophysaires. Le nombre d'œufs suivant les pontes était alors irrégulier. Aussi, pour que nos résultats puissent être tenus pour concluants, avons nous dû avoir recours à un plus grand nombre de séries larvaires (8 séries) c'est-à-dire le double des séries d'épigés.

Les larves issues de chaque ponte ont été élevées dans les conditions suivantes :

— obscurité totale,
— eau courante, à partir d'une taille de 30 mm,
— température de l'eau 12°,
— nourriture suffisante.

La courbe ci-jointe (fig. n° 9) a été dressée à l'aide de mesures effectuées sur les larves depuis le museau jusqu'à l'extrémité de la queue et les mesures prises tous les quinze jours, depuis l'éclosion jusqu'à la métamorphose.

Par la suite, des contrôles de croissance furent effectués :

— sur des larves provenant des rares pontes obtenues en aquariums sans le recours aux injections ;

Tableau VII.

Série 1 +		Série 2 ○		Série 3 □		Série 4 ▽		Série 5 △		Série 6 ×		Série 7 ◇	
Age jours	Taille mm	Age jours	Taille mm	Age jours	Taille mm	Age jours	Taille mm	Age jours	Taille mm	Age jours	Taille mm	Age jours	Taille mm
72	19,75	56	15,3	53	16,5	68	18	69	17,25	64	15,25	66	19,6
78	21,3	91	21,2	93	22,75	87	21	88	19,6	80	17,25	83	22,6
99	24,2	113	23,3	116	26	103	22,5	104	21,75	95	19	101	25,8
114	25,2	162	29,5	164	29,8	143	30	144	26,9	114	22,4	117	27,7
128	27,7	218	36,6	192	32,1	166	33	167	30,5	130	25,7	136	30,7
147	30	273	41,6	227	34,16	214	35,5	215	34,1	170	31,75	176	39
163	33,45	379	57	249	37	242	38	243	39	193	35,6	206	42,8
178	36,4	434	58,5	298	50,5	277	41	278	40,5	241	39,4	247	44,3
211	40,7	519	65,5	402	60,9	299	44,5	300	41	269	43,25	275	47,4
258	47	575	70,6	465	66,3	348	52,5	349	46	304	47,5	310	51,8
288	49,3	628	79	569	68,1	459	63,5	460	58,6	326	51,25	332	53,6
329	49,7	695	81,2	654	73	565	69,6	517	63	375	57,5	381	58
357	51	852	81,75	709	76	620	72	621	67,7	486	66,2	453	65,75
392	52,27					705	76	706	70,5				
414	54,5												
464	57,9												
525	63												
568	66												
617	69												
681	74,3												
821	79,4												
880	84												

— sur les larves issues de pontes naturelles d'animaux évadés des aquariums et s'étant reproduits, en liberté, dans le grand bassin de la grotte.

La courbe de croissance est la même dans tous les cas. Nous n'avons pas compris dans ce tableau les dernières mesures mentionnées plus haut afin de ne pas surcharger le graphique déjà obtenu.

Résultats.

A. 1 *Moyennes des observations.* (Tableau VII).

A. 2 *Courbe représentative* (fig. n° 9).

Les biologistes ont l'habitude de représenter par un graphique le développement d'une espèce animale.

Sur la figure n° 9, on a reporté les moyennes des différentes séries de mesures par un signe conventionnel :

série n° 1 : +
série n° 2 : o
série n° 3 : □
série n° 4 : ▽
série n° 5 : △
série n° 6 : ×
série n° 7 : <>

La courbe moyenne dressée avec les chiffres obtenus traduit fidèlement l'allure du phénomène. Cette courbe relative à un intervalle fini (de 50 jours à la métamorphose) peut être assimilée à une courbe représentative d'un mouvement presque uniformément varié dont on a posé l'équation. Le traitement de la totalité des mesures pour calculer les coefficients de cette équation eût exigé un temps fort long et l'emploi d'un ordinateur. Pour simplifier le problème, nous avons reproduit sur le graphique, en ordonnées les longueurs exprimées en millimètres et en abscisses les durées de 50 en 50 jours, en prenant comme unité la centaine de jours.

Les coefficients de cette équation ont été calculés par la méthode des moindres carrés, en nous limitant au deuxième ordre.

Résultats :

$l = 7{,}162 + 16{,}345\ t - 0{,}92633\ t^2$ avec un écart type par rapport au tracé de $= \pm 0{,}282$ mm

Les vitesses de croissances journalières (fig. 10) déduites des observations et celles calculées à l'aide de la fonction dérivée :

$l' = 16{,}345 - 2 \times 0{,}92633\ t$

présentent de très faibles écarts = 0,005 mm c.a.d. que l'on se trouve en présence d'un mouvement uniformément varié.

De cette première ébauche quantitative, on peut approximativement déduire :

1° la taille moyenne d'une larve d'un âge donné ;

ex. pour un âge de 428 jours,

$$l = 7{,}162 + 16{,}345 \times 4{,}28 - 0{,}926 \times 4{,}28^2 = 60{,}2 \text{ mm}$$

2° l'âge d'une larve d'une taille donnée :

ex. pour une taille de 67,1 mm,

en divisant par deux le coefficient de t

$$t = \frac{-8{,}172 \pm \sqrt{8{,}172^2 - 0{,}926 \times (-67{,}1 + 7{,}162)}}{-0{,}926} = 518 \text{ jours.}$$

Résultats contrôlés par le graphique.

D'après cette courbe moyenne, les écarts portant sur 37 larves mesurées en 560 observations présentent un écart-type de

$$\sigma = \pm 2{,}7 \text{ mm},$$

et leur répartition correspond à la distribution normale de Laplace-Gauss.

Premières remarques.

a) la courbe de croissance correspond à une durée de 24 à 26 mois, intervalle qui sépare la ponte de la métamorphose (c'est-à-dire un peu moins du double de celle de l'épigé). On pourrait croire que l'obscurité entraîne un ralentissement du développement ; cependant, nous dirons qu'il n'en est rien.

b) Si nous examinons cette courbe, nous observons tout d'abord une période de développement rapide : la vitesse de croissance très forte au départ (fig. n° 10) diminue progressivement jusqu'à la métamorphose de l'individu suivant une accélération négative sensiblement constante.

A. 3 *Etude générale de la croissance* (*).

I) Graphique général et étude descriptive.

A. Caractères communs aux cavernicoles et aux épigés.

1) Le diagramme général de dispersion des valeurs logarithmiques des tailles en fonction de l'âge (fig. n° 11) s'ordonne suivant une courbe de type exponentiel, analogue à celle généralement reconnue dans l'étude de la croissance des Vertébrés. En effet, dans les phénomènes soumis à l'observation statistique, les variations relatives sont plus intéressantes que les observations absolues, c.à.d. que dans la représentation semi-logarithmique, la distance verticale entre deux points est caractéristique du rapport des nombres correspondant à ces points et non de la différence de ces nombres. Cette représentation fait apparaître une diminution régulière de l'accroissement relatif avec l'âge. Le taux d'accroissement passe d'environ 45 % par mois, au début du développement à 2 % environ par mois à la fin de la croissance larvaire.

2) On peut reconnaître un certain nombre d'étapes séparées par des discontinuités plus ou moins sensibles (Fig. n° 11). Précisons le phénomène dans les lignes suivantes :

(*) Utilisation des deux programmes établis par M. Bonnet (Méthodes quantitatives des Sciences Naturelles).

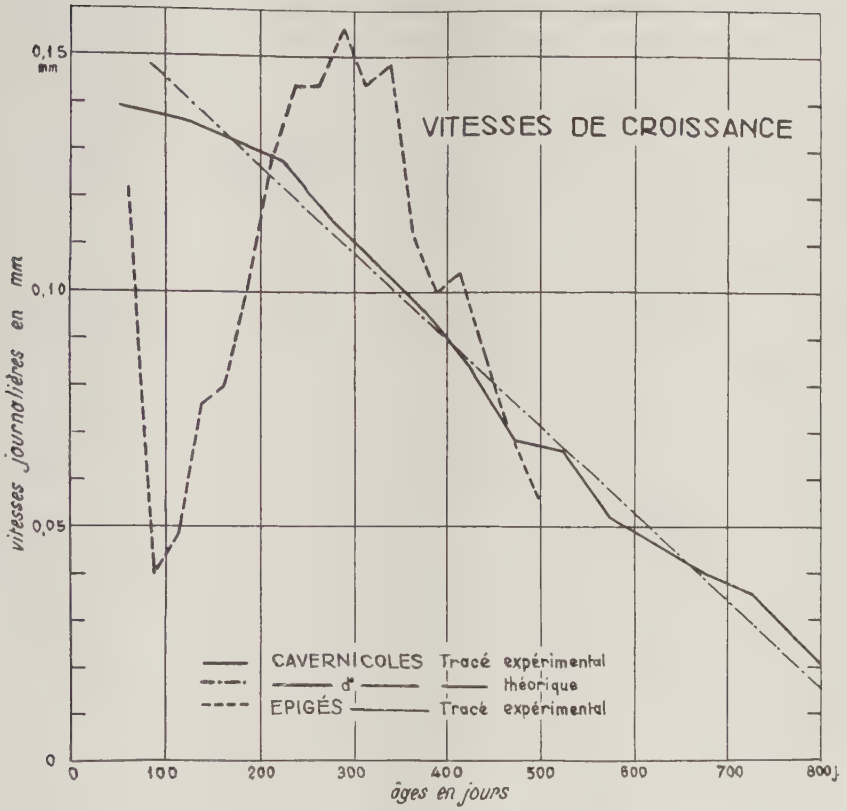


FIG. 10. — Vitesses de croissance comparées des cavernicoles et des épigés.

— certains décrochements correspondent à des intervalles déterminés (exemples : série 1 entre le 170e et le 270e jour et après le 360e jour ; série 3 entre le 190e et le 260e jour, etc) ;

— certains écarts systématiques se manifestent, entre les différentes séries, au cours d'intervalles déterminés (exemples : entre les séries 1 et 3, vers le 460e jour ; entre les séries 2 et 4, à la fin de la croissance larvaire, etc...). Par ailleurs, des discontinuités très nettes ont été observées au cours de certaines expériences (cavernicoles élevés à la lumière, épigés élevés à l'obscurité) (figures 19-18). Ces expériences démontrent que des modifications de la sensibilité aux facteurs externes, interviennent à des périodes précises du développement. Il est probable que ces stades « critiques » se retrouvent, sous forme de discontinuités plus ou moins atténuées, chez les animaux se développant dans leur milieu naturel.

3) Pour un âge donné, on enregistre des variations plus ou moins accusées de la taille moyenne suivant les séries considérées.

4) Les différences de taille entre les individus frères, élevés dans les mêmes conditions, sont relativement faibles.

B. Différences entre cavernicoles et épigés. (Fig. n° 12 et 13).

1) La métamorphose des cavernicoles est atteinte à un âge bien supérieur à celui des épigés. Cependant, la croissance larvaire se poursuit sans fléchissement apparent. Par contre (observation A 3), les cavernicoles atteignent au moment de la métamorphose une taille supérieure à celle des épigés.

2) L'âge auquel se produit la métamorphose, variant lui aussi dans une certaine mesure, peut entraîner les différences de taille à la fin de la croissance. Toutefois, comme le taux d'accroissement est très faible au cours des ultimes étapes de la croissance, une métamorphose précoce ou tardive entraîne moins de différences entre les tailles finales que celles que l'on relève entre séries différentes ayant le même âge. Quoiqu'il en soit, ces écarts sont plus importants entre les séries cavernicoles qu'entre les séries épigées tout au moins d'après nos observations.

3) Une discontinuité dans la courbe de croissance propre aux épigés intervient entre le 80e et le 150e jour environ. A cette époque, la croissance subit un fort ralentissement, voire un arrêt passager. Ces conditions ont pour effet de provoquer une différence systématique entre épigés et cavernicoles pendant les 300 premiers jours de leur existence. En effet, alors que chez les cavernicoles le taux d'accroissement relatif s'abaisse progressivement entre le 150e et le 300e jour, ce taux se maintient à un niveau élevé chez les épigés.

4) Parmi les sept séries de cavernicoles suivies en élevage, 2 se sont métamorphosées plus précocement que les 5 autres, c'est-à-dire au 16e mois et non au 24e. Les individus constituant ces deux séries présentaient une taille sensiblement supérieure à la moyenne ; on ne peut pas affirmer cependant que ces métamorphoses précoces présentent un caractère exceptionnel.

II) Comparaisons quantitatives et tests statistiques.

Quelques comparaisons concernant des intervalles limités de croissance ont été effectuées dans le but de préciser, d'une part les différences dans l'allure du développement entre les séries de même type, et d'autre part, entre cavernicoles et épigés. Il est commode d'établir ces comparaisons en ayant recours à des équations linéaires, autrement dit en assimilant certains segments de la courbe à grand rayon (à faible « courbure ») à des droites. Cette approximation a paru acceptable et a permis d'obtenir des résultats intéressants dans les cas suivants :

— comparaison des pentes correspondant à des séries différentes, entre le 6e et le 9e mois du développement ;

— comparaison des pentes correspondant à diverses séries cavernicoles et épigées ;

— comparaison de la distribution des deux variables, âge et taille, à différents moments de la croissance.

Comparaison 1.

Intervalle de croissance : entre le 170e et le 270e jour environ.
Séries comparées : Epigés 1, 2 et 3.
Ajustement de la courbe de croissance.

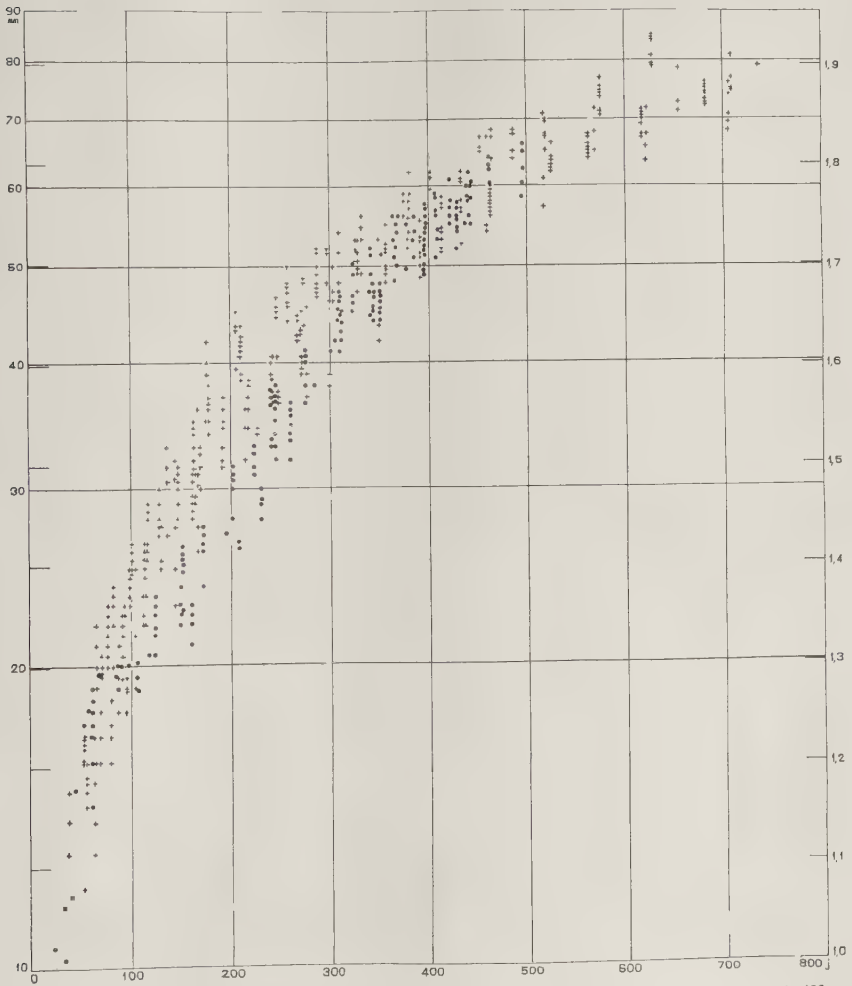


FIG. 11. — Graphique général de dispersion des valeurs logarithmiques des tailles, en fonction de l'âge,
représentées par des cercles pour les épigés et des croix pour les cavernicoles.

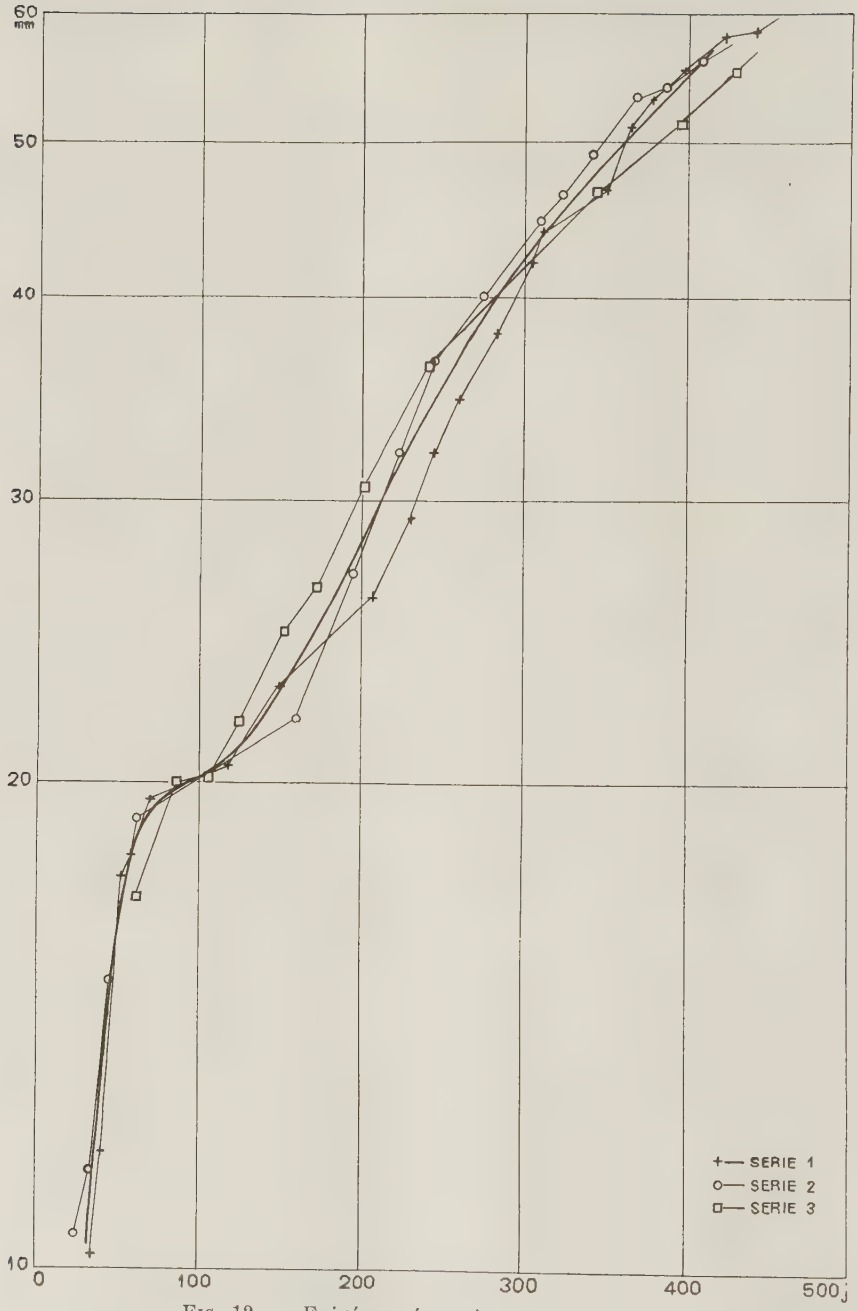


Fig. 12. — Epigés : régression curvilinéaire.
Lignes des moyennes conditionnelles arrêtées à la métamorphose.
Coordonnées semi-logarithmiques.

Série épigée 1.

coefficient de corrélation r = 0,9575 (très significatif) ddl = 19 ;
coefficient de régression α = 2,3280 ;
Ecart algébrique moyen e = 0,27 % ;
écart absolu moyen /e/ = 6,06 %.

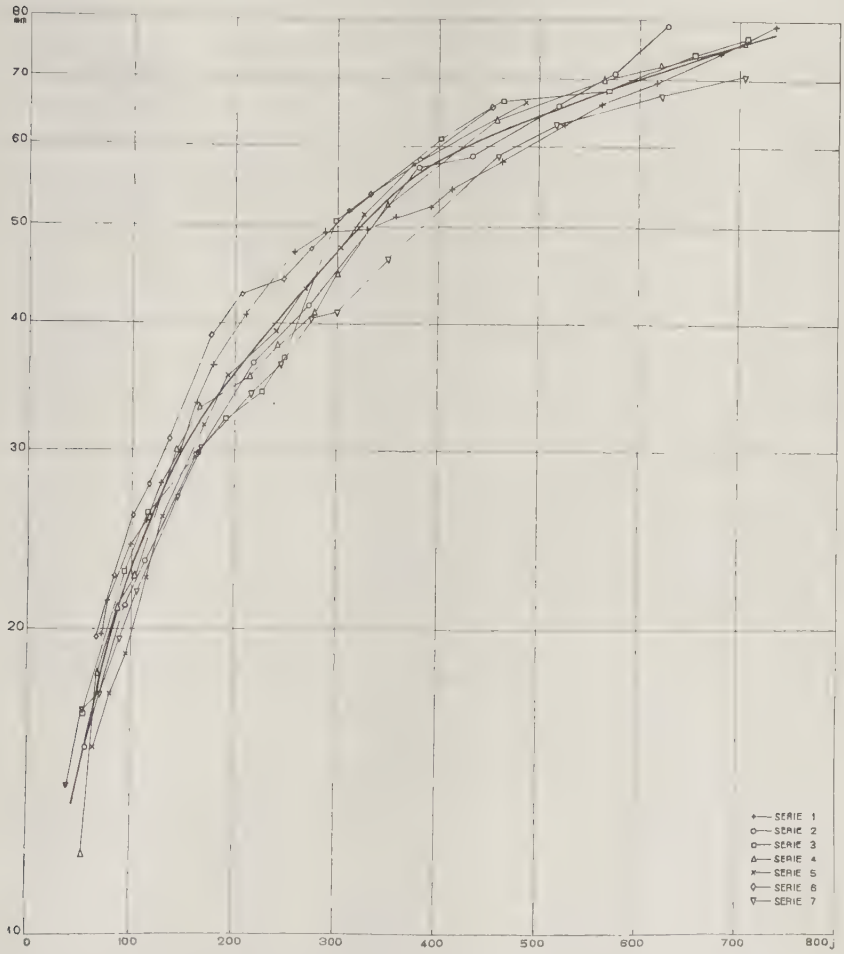


FIG. 13. — Cavernicoles — Régression curvilinéaire.
Lignes des moyennes conditionnelles arrêtées à la métamorphose.
Coordonnées semi-logarithmiques.

Série épigée 2.

coefficient de corrélation r = 0,8970 (très significatif) ddl = 12 ;
coefficient de régression α = 2,4060 ;
écart algébrique moyen e = 3,03 % ;
écart absolu moyen /e/ = 3,29 %.

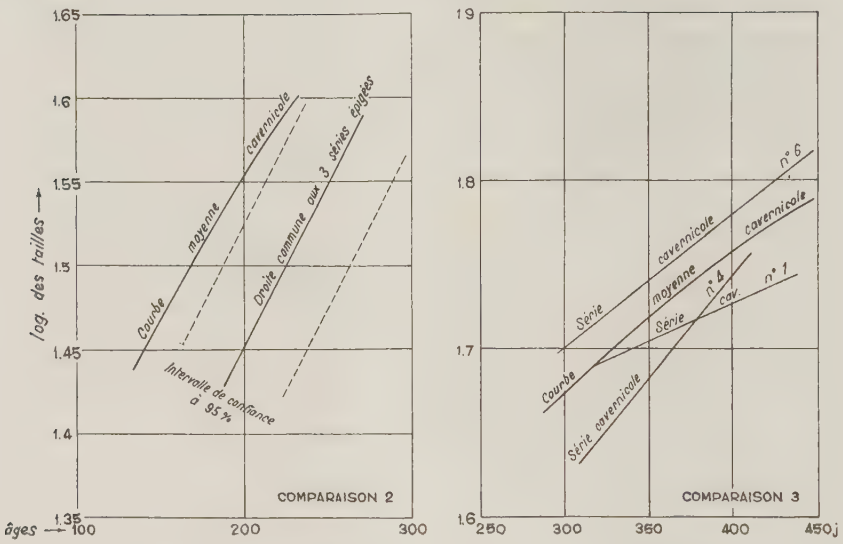


Fig. 14. — Différence de croissance entre séries dans des intervalles limités.

Série épigée 3.

coefficient de corrélation entre l'âge et log. de la taille, r = 0,9486 (très significatif) ddl = 24 ;
coefficient de régression = α =2,0257 ;
écart algébrique moyen = e = 5,6 % ;
écart absolu moyen = /e/ = 6,45 %.

Les pentes des trois droites sont très voisines et la comparaison des trois coefficients de régression à l'aide du test t de Student autorise à les considérer comme non différentes.

$t_{1.3}$ = 1,26 pour 39 degrés de liberté ;
$t_{2.3}$ = 0,75 pour 32 degrés de liberté ;
$t_{1.2}$ = 0,18 pour 27 degrés de liberté.

Si l'on ajuste une droite commune aux trois séries, on obtient les paramètres suivants :

coefficient de corrélation r = 0,8055 (très significatif) ddl = 55;
coefficient de régression α = 1,5613

La corrélation est plus lâche et la pente de la droite moyenne (qui dépend du coefficient de corrélation) est sensiblement plus faible que celle des trois droites plus ou moins parallèles. Ce résultat se traduit dans la pratique par des écarts plus importants entre les valeurs expérimentales et les valeurs théoriques découlant de l'application d'une droite de régression commune : écart alg. moyen e = 0,32 % mais écart absolu moyen /e/ = 6,075 %.

En conclusion, si l'on admettait que la croissance des trois séries se déroule à une allure moyenne exactement identique au cours de

l'intervalle considéré, on ne saurait se satisfaire d'une identification pure et simple des trois droites qui, aussi parallèles soient-elles ne coïncident pas et sont décalées les unes par rapport aux autres. L'analyse de la covariance ne manque pas d'ailleurs de mettre en évidence des différences significatives.

Comparaison 2. (Fig. 14).

Intervalle de croissance entre le 170e et le 270e jour soit le même que précédemment.

Séries comparées : épigées 1, 2, 3 d'une part, courbe moyenne des cavernicoles, d'autre part.

En partant de la droite de régression correspondant aux trois séries épigées prises ensemble ($r = 0{,}8055$ $\alpha = 1{,}5613$ avec la variable indépendante « âge » ayant comme valeur moyenne $x = 223{,}05454$ et une variable « taille » ayant comme valeur moyenne $y = 498{,}2909$ on peut évaluer l'intervalle de confiance, au seuil de 95 %, et délimiter une zone qui statistiquement doit contenir 95 % des points figuratifs.

On constate que la courbe moyenne relative aux cavernicoles se situe en dehors de ces limites, ce qui confirme l'existence d'une différence nette entre la croissance des épigés et celle des cavernicoles au cours de la phase du développement considéré (fig. n° 14). L'écart type de y autour de la droite de régression étant donné par la formule $s_d = s_y \sqrt{1-r^2}$, la limite supérieure de la zone de « confiance » correspond à une droite parallèle à celle de la régression et passant par $y' = Y + 1{,}96\ s_d$, soit $y' = 498{,}2909 + 32{,}2537 = 530{,}5446$.

En conclusion, on peut admettre que les épigés présentent, au cours de cette phase de développement, une taille constamment inférieure à celle des cavernicoles de même âge.

Comparaison 3.

Intervalle de croissance entre le 9e et le 15e mois.
Séries comparées : 3 cavernicoles, la n° 1, n° 4 et n° 6.
Série 1 $r = 0{,}6568$ $\alpha = 0{,}4406$.
Série 4 $r = 0{,}8426$ $\alpha = 0{,}9139$.
Série 6 $r = 0{,}9155$ $\alpha = 0{,}7899$.

Les paramètres d'une droite de régression commune pour les trois séries de cavernicoles, (ajustement aux 76 points figuratifs considérés indistinctement) sont les suivants : $r = 0{,}722$ (très significatif) $\alpha = 0{,}7689$. La restitution à partir de cette relation théorique permet de retrouver les y (tailles) en fonction des x (âges, log.) à 3 % près. C'est dans les marges de cette approximation (relativement médiocre) que la courbe globale et moyenne de croissance peut être tenue pour valable. Les tests statistiques prouvent que l'on ne saurait imputer au hasard les différences qui se manifestent entre les deux séries.

a) Si nous comparons les coefficients de régression des séries 1, 4 et 6 (test t de Student), nous constatons des différences très significatives entre la pente du segment de droite représentant la croissance moyenne de la série 1 et celle des deux autres séries

$t_{1\text{-}4}$ = 3,1 pour 52 ddl (très significatif) ;
$t_{1\text{-}6}$ = 4,0 pour 60 ddl (très significatif).

b) Si nous analysons la covariance de x et de y, en partant de l'hypothèse que les trois séries représentent des échantillons d'une même population, nous obtenons F = 81 (pour ddl = 2) et 72, ce qui est très significatif (table F de Snédecor). Ces chiffres infirment l'hypothèse d'un peuplement homogène et de fluctuations dues uniquement au hasard (p = 0,01) (fig. n° 14).

En conclusion, nous admettons l'existence d'une courbe moyenne plus ou moins approchée et de différences réelles entre séries, au cours d'intervalles plus ou moins limités. Des tendances inverses apparaissent quelquefois donnant naissance à des effets de « compensation ». Ces variations sont tantôt faibles tantôt significatives. Elles ne peuvent être interprétées qu'en admettant l'hypothèse de différences de constitution génétique ou de comportements variables dépendant de facteurs externes (de caractères phénotypiques). Ce pourrait être cette dernière condition qui se manifeste dans le décalage très important de l'âge de la métamorphose de certaines séries.

Fig. 15. — Comparaison d'une larve épigée et d'une larve cavernicole.
Remarquer : la différence de taille.
la différence de teinte.
la silhouette trapue de la larve hypogée.

A. 4 Taille des larves.

La larve s'accroît d'abord jusqu'à la taille de métamorphose des épigés ; ensuite, le développement se poursuit moins rapidement pour atteindre une longueur de 80 mm environ (Fig. n° 10-12). La taille maximale enregistrée dans nos élevages est de 83 mm, la taille minimale de 68 mm ; nous verrons que les larves de la plus grande taille se rencontrent non dans nos élevages, mais dans la rivière souterraine de Labouiche. Chez les larves de grande taille, dites « larves géantes », l'obscurité retarde la réalisation de la métamorphose qui se déclenche habituellement avec un retard de 12-14 mois. En raison de ce retard, la vie larvaire est plus longue, et ces individus poursuivent plus longtemps leur croissance. L'obscurité ne ralentit donc pas la croissance comme on aurait pu le supposer, mais la prolonge, parce que la métamorphose ne se produit pas.

Les auteurs qui ont porté attention à l'influence de la lumière sur la métamorphose, ont le plus souvent constaté l'effet favorable de la lumière sur celle-ci.

Doetsch (1949) indique que le rayonnement ultra-violet accélère la métamorphose des larves de *Rana temporaria,* tandis que l'obscurité provoque un retard important.

En suite d'expériences similaires, Van den Eeckout (1950) constate que l'influence de la lumière détermine rapidement l'augmentation de la teneur en hormone thyréotrope.

— Toivonen (1952) signale que la déficience de lumière entraîne un état néoténique.

— Aljancic (1966) a poursuivi des expériences sur *Salamandra salamandra* dans une grotte-laboratoire de Yougoslavie. Il signale le retard de la métamorphose. Celle-ci ne se produit, dans l'obscurité qu'à l'âge de seize mois, tandis que, dans les conditions normales, la métamorphose a lieu 4 1/2 mois après la naissance.

Aljancic compare l'action de l'obscurité à celle de la température en tant que facteur de ralentissement de la métamorphose. La métamorphose serait retardée d'un an environ, durée analogue à celle constatée dans les mêmes conditions chez l'Euprocte.

— Tixier-Vidal (1969) cite les travaux se rapportant à l'influence de la lumière sur l'activité des Vertébrés. Il constate une grande variabilité quant aux réponses, suivant les espèces considérées. Par exemple, Tobler (1947) ne trouve aucune modification quant à l'époque du déclenchement de la métamorphose du Triton alpestre maintenu à l'obscurité. L'auteur fait état également de notre ignorance sur le mode d'action de la lumière relativement à l'activité hypophysaire.

D'autres zoologistes ont étudié l'action de la température sur la métamorphose et obtenu les mêmes résultats c'est-à-dire l'apparition de larves géantes et une nette tendance à la néoténie.

— Saxen et col. (1957) contrôlent l'activité décroissante de la glande thyroïde au cours d'un traitement par le froid, qui aboutit à

la néoténie ; leurs résultats rejoignent nos propres observations sur les larves de montagne.

— Delsol et Flatin (1962) mettent en évidence l'effet inhibiteur du froid sur la métamorphose, en maintenant des têtards, pendant deux ans, à basse température.

— Harwig et Rothman (1940) étudient la signification des facteurs externes dans l'apparition de la néoténie. Leur étude établit la multiplicité et la complexité des facteurs externes.

Dans nos propres expériences, l'obscurité ainsi que la basse température agissent conjointement pour provoquer le retard de la métamorphose et l'obtention de larves géantes. Des effets analogues peuvent être obtenus par d'autres méthodes :

— à la suite d'opérations effectuées sur des têtards, Allen (1916), et Hoskins (1917) établirent que l'ablation de la thyroïde provoque un arrêt de la métamorphose et par voie de conséquence, l'obtention de larves « géantes ».

— à la suite de bains prolongés dans certaines substances, dites antithyroïdiennes, appartenant à deux groupes différents : les sulfamides et la thiourée.

Delsol (1952) a éprouvé l'action du thiouracile sur les larves de Batraciens. Ses travaux se proposaient d'éclairer le mécanisme de la néoténie en provoquant cette manifestation par le recours à ce produit. Elevés dans une solution de thiouracile, les sujets ne se métamorphosent qu'à l'âge de cinq mois, alors qu'ils le font normalement au bout de 30 jours. Pendant cette longue période, les têtards continuent à croître et se transforment en « têtards géants ».

— en altitude, la température joue un rôle inhibiteur sur la métamorphose de *Triturus helveticus*, *Rana temporaria* et *Euproctus asper* (cf. développement des épigés).

Ces larves, dont la métamorphose est retardée correspondent à une étape vers la néoténie. En effet, Vachon (1944) définit la néoténie comme la « persistance d'organes ou de dispositions spéciales aux larves ». Le phénomène se manifeste dans le cas présent par la persistance de l'état larvaire et le gigantisme des larves. La larve, au lieu de se métamorphoser, comme dans les conditions normales (aux environs de 50-55 mm), grandit et atteint une taille de 80 mm. Si nous nous référons à la définition de Vachon, définition reprise d'ailleurs par Delsol, les conditions que nous avons observées doivent être assimilées à une manifestation néoténique.

Les phénomènes néoténiques peuvent découler soit d'une modification d'un des facteurs de l'environnement (l'éclairement ou l'obscurité ; températures variant suivant l'altitude), d'une absence de sécrétion hypophysaire, d'une insuffisance thyroïdienne, etc...

B. *Larves provenant de la rivière souterraine de Labouiche.*

Dans la rivière souterraine de Labouiche, les larves sont relativement nombreuses ; au cours de chaque prospection, nous pouvions

capturer une dizaine de larves de toutes tailles s'échelonnant de 25 à 95 mm. La longueur atteinte par ces larves est extraordinaire : le maximum observé est de 95 mm ; elles nous paraissent minces et squelettiques comparées à celles de la grotte du Siech à Saurat et à celles de nos élevages. Des examens de contenus stomacaux ont révélé la faible quantité de nourriture absorbée par ces animaux : un Gastropode du genre *Bythinella,* un ou deux Ostracodes, etc.. Mises en élevage à la grotte de Moulis, les larves furent mesurées à intervalles réguliers (une fois tous les quinze jours).

TABLEAU VIII.

Taille des larves d'élevage capturées dans le milieu naturel (Grotte de Labouiche).

Date de capture	Taille des larves						
	lors de la capture	après					
		I mois	II mois	III mois	VI mois	IX mois	XII mois
14/2/67	33	33	34	36	41	48	52
14/2/67	36	36	36	37	42	50	58
5/11/68	51	51	52	52	56	69	74
1/4/65	52	52	52	52	54	65	70
1/4/65	54	54	55	55	58	67	70
1/4/65	57	57	58	58	61	69	74
1/4/65	70	70	70	70	70	78	79
1/4/65	74	74	75	75	76	85	85

La courbe (fig. n° 16) dressée à l'aide de ces mesures décèle une anomalie au départ : pendant cinq mois, l'accroissement de la taille larvaire est pratiquement nul ; au bout du sixième mois, et pendant les trois mois suivants, la croissance reprend : la courbe présente alors une vitesse de croissance maximale pour tous les individus, vitesse qui s'atténue par la suite avec l'accroissement de la taille. La métamorphose s'observe généralement au cours des six mois suivants, (chiffres soulignés dans le tableau) pour les larves dont la taille est supérieure à 70 mm. Nous n'avons jamais constaté de métamorphose pendant les premiers six mois. Quelle que soit la taille des larves au moment de la capture, la courbe présente la même allure (aucune croissance) pendant les trois premiers mois. Ce temps d'arrêt qui précède la reprise de la croissance semble correspondre à une période d'adaptation de l'individu à son nouveau milieu. Nous sommes surprise par la longueur de cet arrêt. Et d'autre part, on s'explique difficilement la reprise très rapide de la croissance chez les individus de toutes tailles, entre le sixième et le neuvième mois

et que, par ailleurs, ils reprennent ultérieurement la vitesse de croissance correspondant sensiblement à leur taille. Peut-être peut-on invoquer le facteur alimentaire : une nourriture abondante survenant après une période de disette. Les Euproctes de 80-90 mm prennent presque immédiatement la forme adulte, la phase juvénile étant pratiquement escamotée. Signalons qu'à la grotte du Siech, à Saurat, les larves observées n'atteignent jamais de telles dimensions ; elles demeurent de l'ordre de 70 à 80 mm.

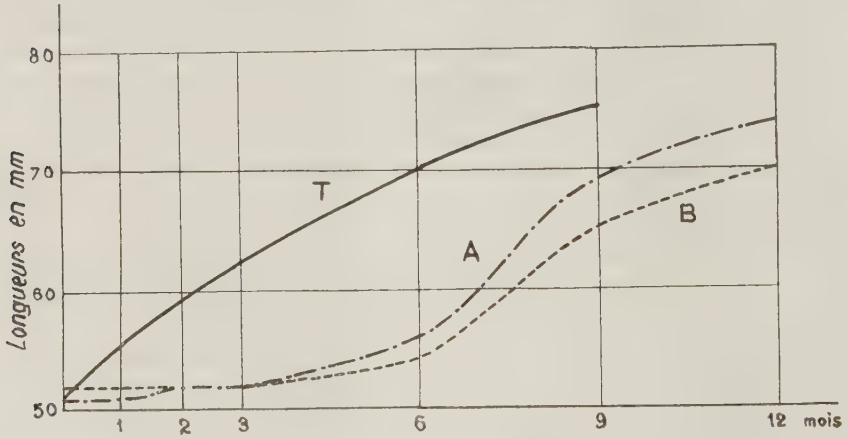


Fig. 16. — Croissance des larves capturées dans la rivière souterraine de Labouiche.

T : courbe des larves d'élevage.
A - B : courbes de deux individus capturés à Labouiche.

VI-2. — Métamorphoses.

A. *Métamorphose complète.*

La métamorphose étant déclenchée, les phénomènes se succèdent dans la grotte-laboratoire, en l'espace d'un mois environ, avec quelques variantes suivant les individus ; les manifestations sont lentes, en particulier la régression des branchies qui demande, à elle seule, les trois quarts du temps de métamorphose.

Dans nos élevages, la taille moyenne de métamorphose se situe aux alentours de 75-80 mm. Exceptionnellement, elle peut atteindre 85 mm au maximum, 68 mm au minimum.

B. *Métamorphose incomplète.*

Au cours des prospections dans la grotte de Labouiche, nous avons récolté des individus présentant des cas de métamorphose incomplète. Ce n'est point un fait exceptionnel puisque à chaque visite, nous détections un individu ou deux, correspondant à cet état imparfait.

Ces Euproctes présentaient toutes les apparences d'individus métamorphosés sauf en ce qui concerne un seul caractère : la persis-

tance des branchies. Celles-ci étaient plus ou moins régressées ; on observe d'ailleurs tous les intermédiaires entre une branchie normale et des restes branchiaux presque imperceptibles. (Planches V et VI).

Nous avons observé ces restes branchiaux :

— sur des femelles immatures

— sur des juvéniles.

La dissection nous a prouvé que les juvéniles sont, pour la plupart de jeunes femelles ; les jeunes mâles présentent rarement une semblable apparence ; tous les individus observés mesurent entre 85 et 95 mm.

Quelle est la raison de la persistance de ce caractère larvaire ? S'agit-il de l'obscurité ? Si ce facteur était seul en cause, de tels individus auraient dû apparaître dans nos élevages. Or, dans ceux-ci aucun jeune n'a présenté de telles anomalies. Nous écartons donc le facteur obscurité comme seul responsable des manifestations néoténiques. Nous avons signalé précédemment que ces individus présentaient un aspect maigre et squelettique : la nourriture ne jouait-elle pas un rôle dans la persistance des caractères larvaires ? Telle est la question que nous nous sommes posée. Pour essayer d'y répondre, une première série de larves, mesurant environ 35 mm et issue de la même ponte, fut placée à l'obscurité divisée en deux lots :

— premier lot : 8 individus témoins maintenus à l'obscurité avec une nourriture abondante et élevés de la même manière que les animaux ayant servi à l'établissement de la courbe typique.

— deuxième lot : 8 individus soumis à un régime alimentaire déficient et maintenus à l'obscurité. La nourriture consistait en larves de Chironomes distribuées une fois par mois.

Les larves mesurent au début de l'expérience 35 mm. A ce stade, elles peuvent résister au jeûne qui leur est imposé.

— le développement étant très lent, il n'était point nécessaire de faire débuter l'expérience dès l'éclosion ; ceci nous permettait de gagner du temps.

Résultats.

a) les larves élevées dans de telles conditions exigent beaucoup plus de temps que les témoins pour parvenir à la taille normale de la métamorphose en milieu obscur. Au lieu de 24-26 mois, les durées requises pour parvenir à la métamorphose, chez les sujets soumis à l'expérience, se sont échelonnées entre 30 et 36 mois. Les tailles larvaires étaient d'autant plus grandes que la métamorphose était plus tardive.

b) sur les huit individus testés :

— six ont effectué une métamorphose complète,

— quant aux deux autres, leurs branchies ont persisté après le terme de la métamorphose ; la taille a légèrement diminué, puis, elle s'est stabilisée trois mois environ après la métamorphose.

Par la suite, après avoir pris des photographies de ces anomalies, la lumière nécessitée par cette opération a eu pour résultat d'accélérer la disparition des branchies ; leur régression s'est achevée une quinzaine de jours plus tard. Nous avons recommencé la même expérience sur une deuxième série larvaire : les résultats ont été sensiblement les mêmes ; trois individus ont présenté des symptômes analogues.

— Un exemplaire, placé dans les mêmes conditions expérimentales, n'était pas complètement métamorphosé un an après ; il atteignait alors une taille de 92 mm.

— un deuxième exemplaire fut plongé dans un bain de thyroxine à 0,05 ml ; en suite de quoi, toute trace de branchie a disparu au bout de trois semaines.

La perte des branchies du troisième individu replacé en régime alimentaire normal, s'est produite trois mois après.

Nous avons également constaté que des individus capturés dans la grotte de Labouiche en état de métamorphose incomplète, et placés en élevage achevaient leur métamorphose dans les quelques mois suivants.

Interprétation des résultats :

Toutes ces observations établissent le rôle que joue la nourriture dans le déclenchement de la métamorphose. Dans la grotte de Labouiche, l'obscurité et l'insuffisance de nourriture se conjuguent pour la retarder.

Hartwig et Rothman ont entrepris des expériences analogues sur des Tritons néoténiques (*Triturus taeniatus*). En étudiant les divers facteurs du milieu, ils parviennent à cette conclusion : « les influences du milieu conditionnent le déroulement de la néoténie ». Les auteurs qualifient cette néoténie d'« accidentelle ». Ils en distinguent trois états :

— néoténie complète
— semi-néoténie avec persistance de restes branchiaux
— métamorphose en voie d'achèvement.

Les Euproctes observés par nous rentrent dans la dernière catégorie.

Champy et Demay (1950) décrivent un individu de *Triturus palmatus* à métamorphose incomplète.

Pocrnjic (1967) a publié une étude sur *Triturus alpestris* qui se présente sous une forme néoténique dans les lacs d'altitude. Le degré de néoténie varie suivant les lacs. Les formes rencontrées rappellent celles observées par Harwig et Rotman et par nous-même. D'après Pocrnjic les conditions climatiques de la montagne sont favorables à la formation de formes néotéiques. En élevage et pourvus d'une

nourriture abondante, les Euproctes perdent leurs branchies. La persistance de celles-ci correspond donc à un état provisoire, dû à un manque de nourriture. Lorsque l'alimentation redevient normale, les branchies régressent au moment où l'individu a acquis le taux de thyroxine nécessaire à l'achèvement de la métamorphose.

La manière dont disparaissent les branchies mérite d'être mentionnée. Souvent, elles régressent petit à petit ; mais parfois, les lamelles branchiales s'affinent et prennent la forme de minuscules feuilles transparentes, dont les nervures seraient représentées par les capillaires sanguins. Les branchies subissent par la suite un déssèchement ; elles se détachent brusquement à la base. Nous avons pu provoquer leur chute en les tirant doucement avec une pince.

Conclusion.

Parmi les jeunes Euproctes pêchés dans la rivière souterraine de Labouiche, certains d'entre eux possèdent des branchies ou des restes branchiaux. C'est une manifestation de néoténie occasionnelle portant sur un seul caractère. Cet état néoténique n'est que provisoire. Placés dans un milieu riche en nourriture, ces individus achèvent rapidement leur métamorphose.

La taille supérieure à la normale des individus à métamorphose inachevée s'explique en raison du manque de nourriture qui retarde la métamorphose.

VI-3. — Juvéniles — Adultes.

Après leur métamorphose, les Euproctes cavernicoles placés en élevage parviennent à l'état adulte en un an et demi à deux ans environ. La durée totale qui s'écoule entre la ponte et l'état adulte est de :

2 ans + 1,5 à 2 ans = 3,5 à 4 ans.

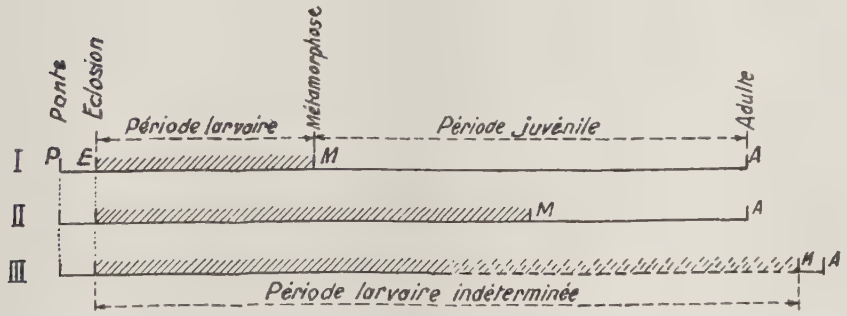


Fig. 17. — Schéma des différentes étapes de la vie des Euproctes épigés et hypogés.
I. — Epigés élevage.
II. — Hypogés élevage.
III. — Hypogés de la grotte de Labouiche.

Nous avons représenté sur le graphique ci-dessus (Fig. n° 17), les durées respectives des différentes étapes de la vie des Euproctes épigé et hypogé depuis la ponte jusqu'à l'état adulte.

Ce schéma appelle les remarques suivantes :

La période embryonnaire est semblable dans tous les cas. Chez les cavernicoles, la métamorphose est retardée d'où il résulte une durée de croissance plus longue et une période juvénile plus brève que les épigés. Plus la taille de la larve est grande au moment de la métamorphose (c'est-à-dire plus elle est âgée), plus la période juvénile est brève.

A la limite, la période post-larvaire est pratiquement supprimée (grotte de Labouiche) ; et l'individu en métamorphose, mesurant de 90-95 mm, se transforme rapidement en adulte.

En conséquence, chez les cavernicoles en élevage, le temps requis pour parvenir à l'état adulte se révèle être sensiblement le même que celui des épigés en élevage (ou légèrement inférieur).

Si l'on jette un coup d'œil sur le tableau IX, on s'aperçoit qu'entre la première et la deuxième année, les taux sont à peu près égaux ; entre la troisième et la quatrième année, le taux annuel de croissance diminue chez les épigés, tandis qu'il se maintient sensiblement

Tableau IX.

Taux de croissance.

Date de ponte	Ire - IIme Année	IIme - IIIme Année	IIIme - IVme Année
Epigés			
10/65	41,4	22,9	18,5
12/65	46,9	20,6	18,8
7/67	44,3	23,3	
10/67	42,6	25,4	
Cavernicoles			
6/66	43,1	23,3	28,9
12/66	38,1	19,7	20,9
10/66	43,4	19,7	24,2
4/67	51,3	15,4	20

au même niveau chez les cavernicoles ; ce qui rend compte du fait que la durée, pour parvenir à l'état adulte, est légèrement inférieure chez les cavernicoles. Si nous consultons le tableau X relatif à la confrontation de la taille et de l'âge, on constate qu'au bout de quatre ans, épigés aussi bien que cavernicoles ont atteint l'état adulte ; les premiers mesurent 102 mm, alors que les seconds atteignent une moyenne supérieure : 113 mm. On observe un décalage entre le temps mis pour parvenir à l'état adulte chez les cavernicoles d'élevage et ceux qui peuplent la rivière souterraine de Labouiche.

La valeur de ce décalage est difficile à évaluer, car elle est fonction de la quantité de nourriture disponible. Cette étude nous permet-elle de fixer l'âge auquel les individus séjournant dans les grottes parviennent à l'état adulte ? D'après nos observations les épigés mettent quatre ans pour parvenir à l'état adulte à l'altitude de 1000 m et six ans à 2300 m.

TABLEAU X.

Taille des Euproctes suivant leur âge.
Longueurs à la métamorphose soulignées.

Date de ponte	Age					
	I an	M	II ans	M	III ans	IV ans
Epigés						
10/65	49,5	58,4	70		86	102
12/65	48	56	70,5		85	101
7/67	46	55	66,5		82	
10/67	47	55	67		84	
Cavernicoles						
6/66	51		73	75	90	116
12/66	55		76	79	91	110
10/66	53		76	78	91	113
4/67	55		84	84	96	

Le problème se complique pour les cavernicoles. Nous avons réussi à modifier la durée du cycle en faisant varier la quantité de nourriture. Le manque de nourriture retarde le développement. Il s'étend sur quatre mois à Saurat (même durée que les épigés), et presque pendant toute l'année, à la grotte de Labouiche.

Le temps de croissance des individus de la grotte de Saurat est sensiblement le même que celui des épigés puisque la durée de la pénurie de nourriture est sensiblement la même. Le fait que l'on n'observe que très rarement à Saurat des larves dont la taille soit supérieure à 75-80 mm plaide également en faveur de l'exactitude du chiffre fixé pour la durée de la croissance. Dans les meilleures conditions (Saurat), l'Euproctе deviendrait adulte en quatre ou cinq ans. Dans les conditions défavorables (Labouiche), il parviendrait à l'état adulte en sept, huit et jusqu'à dix ans, puisque le taux de croissance est diminué de moitié, chez les larves placées en élevage et auxquelles est fournie une nourriture réduite.

Joly (1968) indique que le taux moyen de croissance des Salamandres vivant dans les conditions naturelles est plus faible que celui des individus placés en élevage. Il attribue logiquement cette différence à l'abondance des proies distribuées aux individus en captivité.

VI-4. — Longévité.

La croissance des adultes est beaucoup plus lente que celle de la larve et de l'individu juvénile.

Dans les conditions naturelles, la longévité d'un Vertébré est plus faible qu'en élevage. Angel (1947) mentionne une Salamandre ayant vécu 24 ans en terrarium. La difficulté pour résoudre ce problème réside dans l'obligation de conserver des adultes épigés en aquariums thermostatés, en eau stagnante. En raison des délais qui nous étaient imposés cette expérience était impossible à réaliser. Nous n'avons pu obtenir de données sur la longévité que sur les individus cavernicoles placés en élevage. Lorsque nous avons entrepris nos recherches, en 1962, une vingtaine d'Euproctes adultes étaient en élevage dans la grotte-laboratoire de Moulis. Ils s'y trouvaient depuis au moins deux ans. En 1962, les animaux devaient être âgés d'au moins 7 à 8 ans, puisqu'ils étaient parvenus à l'état adulte, lors de leur capture, deux ans auparavant. En 1970, quatre de ces adultes étaient morts soit un cinquième de l'effectif. On peut évaluer l'âge de ceux qui subsistent à :

$$8 + 8 = 16 \text{ ans au minimum.}$$

D'après les taux de croissance et la taille, on peut fixer la durée de vie de ces animaux à vingt ans. Notons l'aspect très particulier des survivants ; ils présentent des téguments chagrinés à l'extrême et recouverts de nombreux tubercules.

Chapitre VII.

Croissance et métamorphose des individus épigés maintenus à l'obscurité.

Des Euproctes épigés ont été placés en élevage dans la grotte-laboratoire de Moulis, en eau courante, depuis le mois de décembre 1964 ; Initialement, nous devions observer leur comportement et leur pigmentation.

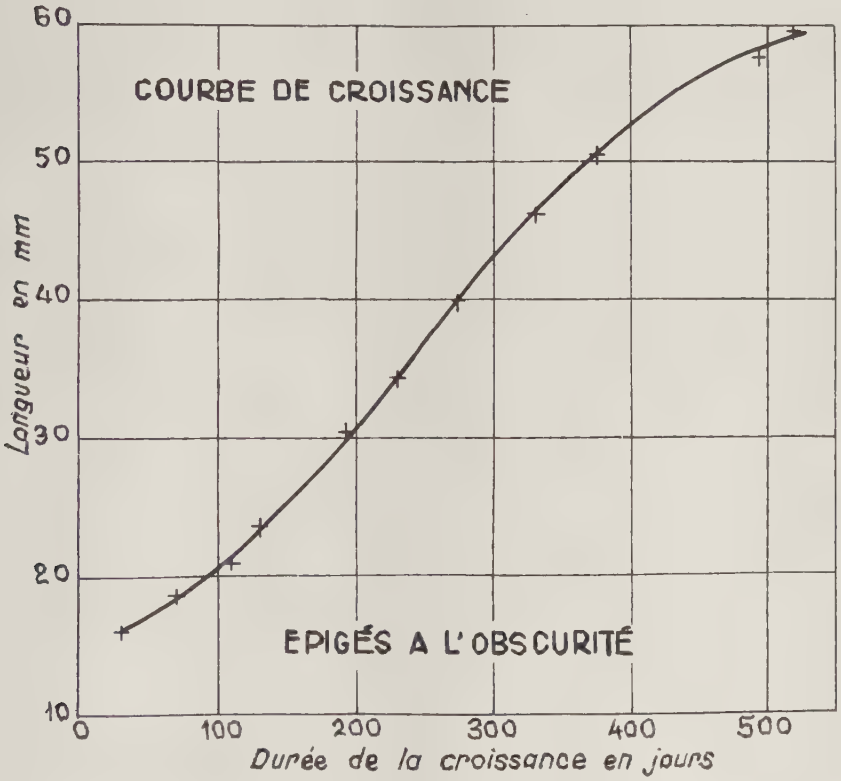


Fig. 18. — Courbe de croissance des épigés à l'obscurité.

Compte tenu de la rareté des pontes dans nos élevages de cavernicoles nous fûmes surprise d'obtenir à partir des individus épigés maintenus à l'obscurité, des pontes régulières (Clergue-Gazeau, 1968). Ces œufs présentaient pour nous un grand intérêt car ils nous

permettaient d'étudier le développement des larves de la forme épigée maintenues à l'obscurité et de le comparer à celui des épigés maintenus en lumière naturelle d'une part, et à celui des cavernicoles d'autre part. Si la croissance de ces individus ne nous a rien révélé d'anormal (fig. n° 18), la métamorphose, par contre présente des caractères particuliers ; en effet, nous observions un début de métamorphose chez tous les individus tandis que la plupart n'achevaient pas leurs transformations dans le temps normal. Ces résultats ont été déjà mentionnés dans une note préliminaire (Clergue-Gazeau, 1969).

La métamorphose des Euproctes épigés placés à l'obscurité se décompose en trois périodes :

a) Mise en place du pigment juvénile et apparition des glandes cutanées douze mois après la ponte, environ.

b) Une période d'attente au cours de laquelle la larve poursuit sa croissance ; la durée de cette étape est comprise entre quatre et six mois.

c) Reprise des transformations, suivie de la métamorphose, qui ne dure que quelques jours (une quinzaine environ).

Un arrêt total de la métamorphose se manifeste entre la première et la troisième période. Nous en déduisons que la reprise des transformations correspond à un seuil de thyroxine strictement défini. Selon Bounhiol, Disclos et Remy (1964), la première étape de la métamorphose des Anoures dépend uniquement de la préhypophyse, alors que les étapes finales seraient placées sous le contrôle du diencéphale. En conséquence, les résultats obtenus dans les élevages pourraient être interprétés de la façon suivante :

— les sécrétions préhypophysaires des cellules Delta, qui ne sont pas perturbées par la vie en milieu obscur, sont déversées dans le sang ; la métamorphose débute en suivant les normes propres aux Urodèles : apparition du pigment juvénile et des glandes cutanées,

— la suite des transformations est conditionnée par le diencéphale ; celui-ci ne saurait relayer la préhypophyse au moment où celle-ci déverse ses sécrétions dans le sang. On peut attribuer l'arrêt de l'activité diencéphalique au manque d'éclairement.

La suite des transformations comporte deux alternatives :

— ou bien, le diencéphale, malgré un certain ralentissement de son fonctionnement fournit suffisamment de sécrétion pour transmettre aux cellules hypophysaires l'ordre d'émettre leurs propres sécrétions ;

— ou bien les cellules hypophysaires ont acquis le pouvoir d'intervenir seules.

Dans l'un ou l'autre cas, on constate qu'à l'expiration de la période de latence, le seuil de thyroxine nécessaire pour assurer l'achèvement de la métamorphose, est atteint. Ce qui permet l'achè-

vement du cycle et la réalisation de l'état adulte. Signalons que les larves, provenant de pontes d'animaux dont la présence dans la grotte est plus ancienne, ont tendance à présenter un accroissement du temps de latence. Il semble que le diencéphale conserve à l'obscurité une certaine activité. En effet, les expériences portant sur des Amphibiens privés de diencéphale (Bounhiol, 1962), ont fait apparaître chez ces individus un certain gigantisme des larves, dû à l'arrêt des hormones de freinage de la croissance, sur l'activité somatotrope. Or, chez les Euproctes mis en élevage dans la grotte-laboratoire, il ne semble pas que l'obscurité soit directement à l'origine du gigantisme. Celui-ci ne se manifeste pas dès le début, comme c'est le cas chez des sujets privés de diencéphale. Il représente une conséquence du retard survenu dans le déclenchement de la métamorphose. Chez les larves d'épigés placées à la lumière, la vitesse de croissance est plus grande, tandis que celle des larves maintenues à l'obscurité est plus faible. En conclusion, nous disons que l'activité du diencéphale n'est pas assez perturbée, pour s'opposer au freinage de l'activité somatotrope.

Chapitre VIII.

Croissance et métamorphose des cavernicoles placés à la lumière du jour.

Malgré la rareté des pontes de cavernicoles en élevage, nous avons pu prélever quelques œufs afin de tracer une courbe de croissance des larves placées en lumière naturelle (fig. n° 19).

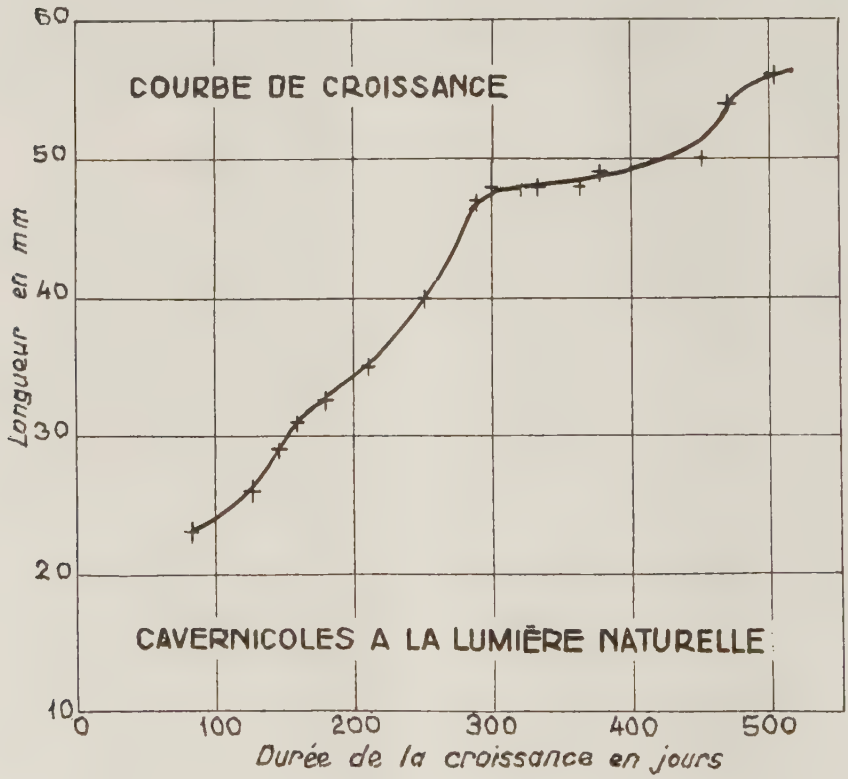


Fig. 19. — Courbe de croissance des hypogés à la lumière naturelle.

Jusqu'à l'époque où les larves atteignent une taille de 47-48 mm, la courbe est analogue à celle des cavernicoles en grotte. Par la suite, les larves subissent une inappétence complète, pendant cinq mois. Au cours de cette durée elles ne s'accroissent pas ; leur croissance est stoppée ; et par suite, elles maigrissent.

Après cette deuxième période, elles s'alimentent à nouveau. La croissance reprend et presque immédiatement survient la prémétamorphose. Un mois après, c'est-à-dire sans période de latence, le déroulement des transformations débute par la régression de la nageoire caudale, la modification de la forme de la tête, etc. La durée de cette métamorphose est de l'ordre de deux à trois mois et s'achève par la disparition complète des branchies. Ces phénomènes prennent fin vingt mois après la ponte des œufs. Comment devons-nous interpréter ces manifestations ?

Aux environs du 300e jour, la larve atteint la taille de 48-50 mm, qui correspond à celle des animaux parvenus à la phase de métamorphose. Cependant, la larve n'y est pas préparée puisqu'elle appartient à la race hypogée. La présence de la lumière, qui jusqu'ici lui était, semble-t-il indifférente, provoque chez elle un choc physiologique intense, dont les conséquences se manifestent sous forme d'une inappétence marquée et de l'arrêt de la croissance. Les troubles qui en découlent, sont importants puisqu'ils se poursuivent pendant quatre ou cinq mois. A l'issue de cette période, tout se passe comme si la larve avait surmonté son inaptitude à se métamorphoser (reprise du fonctionnement du diencéphale, etc...). Recommançant à s'alimenter, elle entre presque immédiatement en prémétamorphose, la métamorphose proprement dite suivant un mois après environ.

Nous avions déjà observé de semblables manifestations chez des larves issues de parents épigés placés à l'obscurité depuis quatre ans. Une série de ces larves fut replacée à la lumière ; ce changement provoqua un arrêt de croissance et une inappétence chez ces larves. Ces manifestations étaient moins accusées que chez les hypogés, mais étaient néanmoins manifestes.

Chapitre IX.

Histologie et morphologie comparée.

Il nous a paru intéressant d'étudier conjointement l'anatomie des différents organes impliqués dans les phénomènes dont il vient d'être question. Les « larves géantes » obtenues à la suite des expériences relatives au rôle de la thyroïde ont retenu depuis longtemps l'attention des zoologistes. Mais ils se sont jusqu'ici limités à l'observation des faits et superficiellement, à la description des larves géantes. Delsol (1953) après avoir étudié l'action des antithyroïdiens sur le développement des têtards, s'interroge sur le rôle des organes internes. Certains d'entre eux doivent subir une transformation après la métamorphose ; que deviennent-ils lorsque celle-ci est retardée ?

Nous examinerons successivement :

— les gonades et le tractus génital
— les téguments
— les branchies
— les glandes endocrines, thyroïde et préhypophyse.

IX-1. — Les gonades.

Delsol a montré que chez les Urodèles, l'action des antithyroïdiens révèle l'indépendance de l'évolution de la gonade et celle du tractus génital, quant à la métamorphose. Il paraissait intéressant d'obtenir confirmation de cette évolution observée également par thyroïdectomie (Allen, Hoskins). Des coupes histologiques de gonades appartenant à des individus de différents âges et prélevées dans la partie postérieure, ont permis de formuler les conclusions suivantes.

a) Au stade de 18 mm, les deux images relatives aux individus épigés (E) et aux cavernicoles (C) sont exactement semblables : l'épithélium cœlomique s'évagine et enserre les gonocytes ; l'ensemble forme une poche située dans la cavité générale. Les cellules de la medulla émigrent dans cette poche immédiatement après sa formation. Au départ, la mise en place des gonocytes dans la crête médullaire ne subit aucun retard chez la larve placée à l'obscurité.

b) vers le stade de 30 mm (250 jours), la gonade E. se différencie dans le sens femelle. Sur les coupes d'animaux de même âge, les images diffèrent sur un point : chez les E, le corps adipeux sans être encore bien développé, commence à présenter une vacuolisation analogue à celle de l'adulte (Planche IV A). Chez les individus maintenus à l'obscurité, le corps adipeux demeure à l'état embryonnaire.

c) stade de 55 mm.

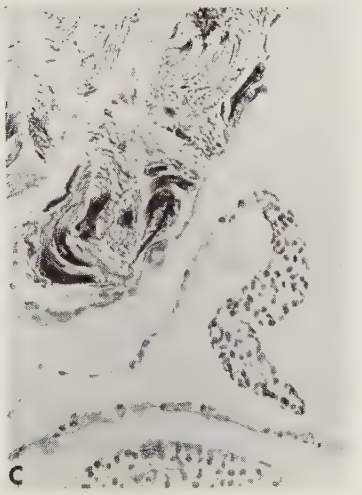


PLANCHE IV.

Evolution de la gonade et du corps adipeux.

A — Epigé — stade 40 mm
. Dans la gonade : nombreux oocytes cavité médullaire encore visible
. Corps adipeux bien développé, vacuolaire.

B — Hypogé — stade 55 mm
. quelques ovocytes en phase d'accroissement
. corps adipeux petit, non vacuolaire.

C — Hypogé — stade 85 mm, en métamorphose (Labouiche)
. spermatozoïdes mûrs
. corps adipeux non vacuolaire.

On observe les modifications suivantes :

— la gonade E possède un nombre d'oocytes plus important et très rapidement, la cavité médullaire devient invisible en raison de la prolifération des oocytes.

— chez les C, la cavité médullaire persiste très longtemps ; elle est encore large à ce stade (Planche IV B). En outre, le tissu adipeux n'est pas vacuolaire, il demeure minuscule comparativement à la gonade en plein essor.

d) à 70 mm, la gonade C est au même stade d'évolution que celle des E.

e) à 80 mm, la gonade C prend une légère avance ; la maturation des spermatozoïdes s'effectue lorsque l'individu atteint la taille de 80-90 mm. Citons l'exemple d'un mâle de 85 mm terminant sa métamorphose, alors que les spermatozoïdes achèvent leur différenciation et que le corps adipeux n'est pas encore vacuolaire (Planche IV C).

Le corps adipeux se développe chez les cavernicoles, aussi bien chez les larves que chez les métamorphosés dont la taille est comprise entre 80 et 90 mm ; les produits sexuels sont alors parvenus à maturité. Rouy-Grabié (1969) avait noté que le corps adipeux de l'Euprocte ne semblait pas progresser au même rythme que la gonade. Le développement des cavernicoles confirme cette observation.

En conclusion, et en accord avec les travaux de Delsol, Allen et Hoskins, nous pouvons affimer que l'évolution de la gonade se poursuit indépendamment de l'évolution somatique.

Tractus génital — Pronéphros.

L'ensemble du tractus génital prend, au départ, un léger retard ; en effet, chez une larve C de 62,6 mm, les canaux de l'appareil génital femelle sont différenciés ; cependant, ils ne possèdent pas de lumière sur toute leur longueur. Pour la même taille, les canaux évacuateurs, de l'épigé juvénile, possèdent déjà une lumière et leur diamètre est assez important ; ce stade n'est atteint par l'hypogé que lorsqu'il mesure 70 mm.

Quant au pronéphros, il est encore visible chez des larves mesurant entre 51 et 57 mm ; à la taille de 62,5 mm les canalicules ont disparu. Un léger retard se manifeste par rapport à l'épigé puisque, chez ce dernier, l'involution du pronéphros débute à la taille de 35-40 mm et se termine au moment de la métamorphose. Ce résultat n'est point pour étonner si l'on se rappelle que le développement des canaux évacuateurs est consécutif à la disparition du pronéphros.

En résumé.

L'étude microscopique des gonades hypogées nous permet de conclure à leur indépendance par rapport aux évènements somatiques, en particulier à la métamorphose. L'accroissement de la

gonade et la maturation des éléments sexuels se produisent au stade larvaire, phase de vitellogenèse des auxocytes chez la femelle, production de spermatozoïdes chez les mâles. En considérant la maturation en fonction de l'âge nous reconnaissons que la maturation des hypogés s'effectue un peu avant celle des épigés, chez qui la phase de vitellogenèse ne commence qu'à 90 mm. La formation du tractus génital se ralentit vers 50-60 mm, ce retard étant assez vite comblé, et s'expliquant par la régression tardive du pronéphros. Le corps adipeux ne devient vacuolaire que lorsque la taille atteint 80-90 mm, il semble indépendant des évènements somatiques aussi bien que de l'état de développement des gonades.

IX-2. — Le tégument.

L'achèvement de la première partie de la métamorphose ou prémétamorphose se manifeste chez l'épigé par des caractères externes : la larve change de teinte, elle devient noire. Sur la partie dorsale, une bande jaune terne apparaît se transformant en une teinte très vive lors de la première mue.

Chez les épigés placés à l'obscurité, la larve est plus claire et transparente ; aussi, voit-on très bien le pigment juvénile, pendant la prémétamorphose.

Quant aux cavernicoles, à quelques exceptions près, la phase de prémétamorphose ne se manifeste pas extérieurement. Cependant, en examinant histologiquement le tégument d'une larve cavernicole de 53 mm, nous avons observé la présence des glandes cutanées ainsi que celle du pigment juvénile. Le pigment n'étant point visible à travers la peau nous avons eu recours aux méthodes histologiques qui nous ont permis de reconnaître l'âge exact de l'apparition du pigment larvaire : à l'âge de 12 mois et à une taille comprise entre 50 et 55 mm, c'est-à-dire la taille de l'épigé à l'époque de la métamorphose. Il a été impossible de trouver la raison pour laquelle aucune trace de pigment n'est visible macroscopiquement. Peut-être s'agit-il d'un écran formé par les glandes de Leydig qui prennent place entre la surface du tégument larvaire et la profondeur du derme ? Cependant, un tel écran existe chez les épigés et l'accumulation des glandes se produit principalement au moment de la première mue. Cette question est à l'étude, et en l'absence de solution précise, nous ne pouvons formuler que des hypothèses. Il semble que chez les larves issues des dernières pontes d'épigés placés à l'obscurité, les plus récentes par conséquent, on constate une atténuation des teintes de la prémétamorphose.

IX-3. — Les branchies.

Chez la larve « géante » atteignant une taille de 80-90 mm, les branchies s'accroissent proportionnellement (Planche V A). Ce qui s'explique par un besoin accru d'oxygénation. Les branchies disparaissent normalement à la métamorphose, comme celles de l'épigé.

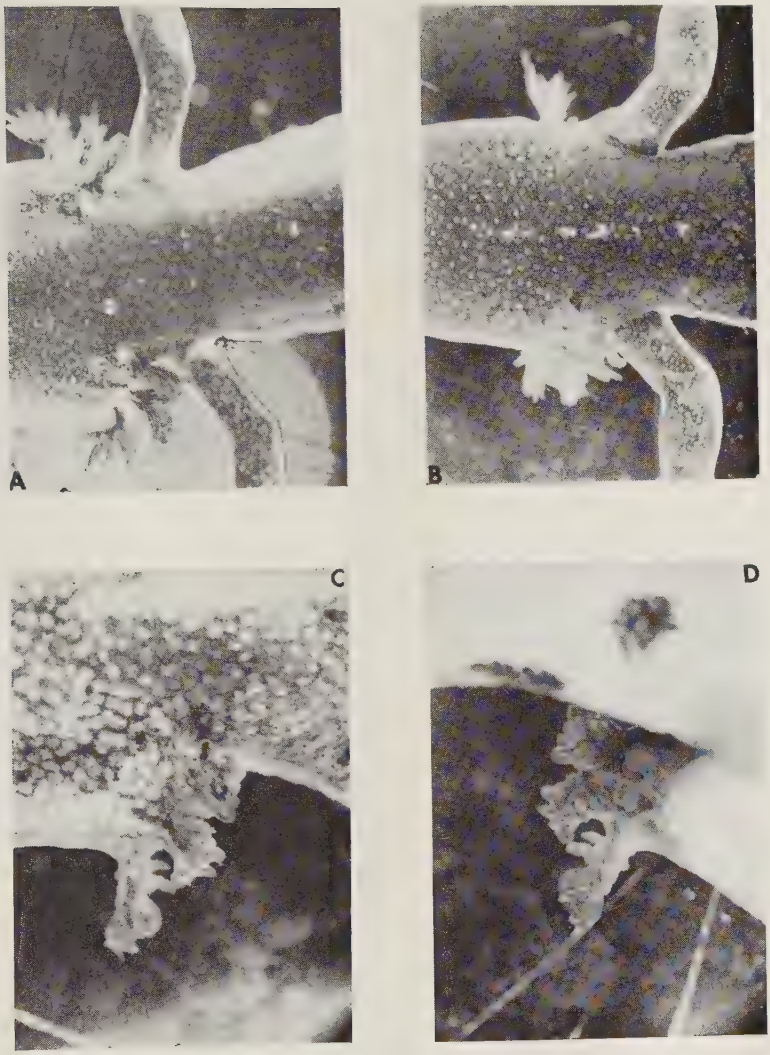


PLANCHE V.

Evolution des branchies.

A — Branchie normale en feuillets aplatis.
B — Branchies dissymétriques.
C-D — Début de transformation : les lamelles sont plus petites et arrondies.

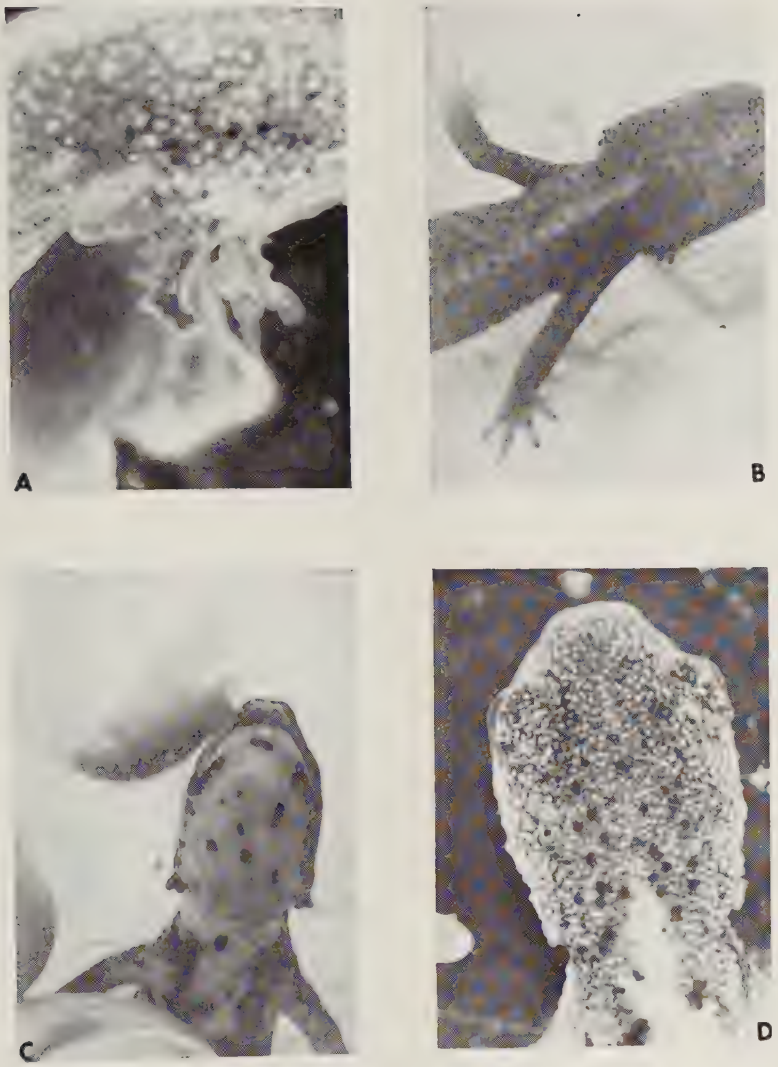


PLANCHE VI.

Evolution des branchies.

A — Branchie 1 transformée en palette.
Branchie 3 encore bien développée.
B-C — Jeune avec restes branchiaux sous forme de bourrelets : vue dorsale et ventrale.
D — Jeune complètement métamorphosé.

La période de régression est assez longue ; elle est comprise entre 15 jours et 3 semaines. Pendant cette période, nous n'avons constaté aucune anomalie à part des formes dissymétriques sur une ou deux larves (Planche V B). Lors de son plein épanouissement, l'appareil branchial comprend trois branches pourvues de nombreuses digitations lamelleuses. Despax en avait dénombré 19 à la branchie supérieure, 17 à la branchie moyenne et 14 à la branchie inférieure. Chez les cavernicoles, le nombre n'est pas beaucoup plus élevé. L'étude des branchies devient intéressante dans le cas de la métamorphose incomplète des individus provenant de la rivière souterraine de Labouiche. Celles-ci persistent dans le temps que toutes les autres transformations sont achevées. Il s'ensuit que, chez la larve incomplètement métamorphosée, on observe tous les intermédiaires entre la branchie normalement développée et sa disparition complète.

C'est tout d'abord, la branchie supérieure qui a tendance à régresser et à se transformer en une sorte de palette unique (fig. 20 C). La branchie moyenne reste longtemps pourvue de ses digitations lamelleuses ; petit à petit, celles-ci perdent leur forme régulière et s'épaississent tout en diminuant de longueur ; quant à la branchie inférieure, ses éléments lamelleux s'allongent démesurément et deviennent filiformes (Fig. 20 C 2). Progressivement, ces tendances s'accentuent : la branchie supérieure prend la forme d'une palette assez épaisse ; la moyenne se compose d'un ensemble de bourrelets inégaux tandis que l'inférieure garde son aspect effilé. Au terme de leur évolution, les trois branchies ressemblent à de petits bourrelets (Fig. 21 F, Planche VI B, C).

Sur coupes histologiques, on reconnait les structures suivantes :

a) branchie supérieure (à la base) ; on distingue une partie centrale dans laquelle sont rassemblés tous les capillaires alimentant la branchie (Planche VII B). Le tégument du jeune métamorphosé présente une grande épaisseur. Le tégument juvénile se développe en direction de l'extrémité branchiale (Planche VII C).

b) Ces transformations sont moins typiques dans la branche moyenne et surtout dans l'inférieure. Cependant, on observe encore un capillaire unique entouré de tissu juvénile, mais les téguments n'ont pas eu le temps de se multiplier d'une manière intense le long des digitations pour pouvoir les supprimer. Une coupe pratiquée dans la partie postérieure de la branchie (Planche VII D) montre des capillaires entourés d'un tégument plus mince, qui permet les échanges gazeux. Au stade final, le tégument juvénile qui est très épais absorbe les capillaires.

Parfois, sur les animaux conservés au laboratoire, au lieu de subir cette évolution régressive, la branchie se déssèche ; elle devient très mince et tombe. Dans ce cas, la chute est provoquée par les téguments qui compriment et écrasent le capillaire situé à la base de la branchie et qui irrigue celle-ci. Le tissu branchial n'étant plus irrigué se déssèche, aussitôt.

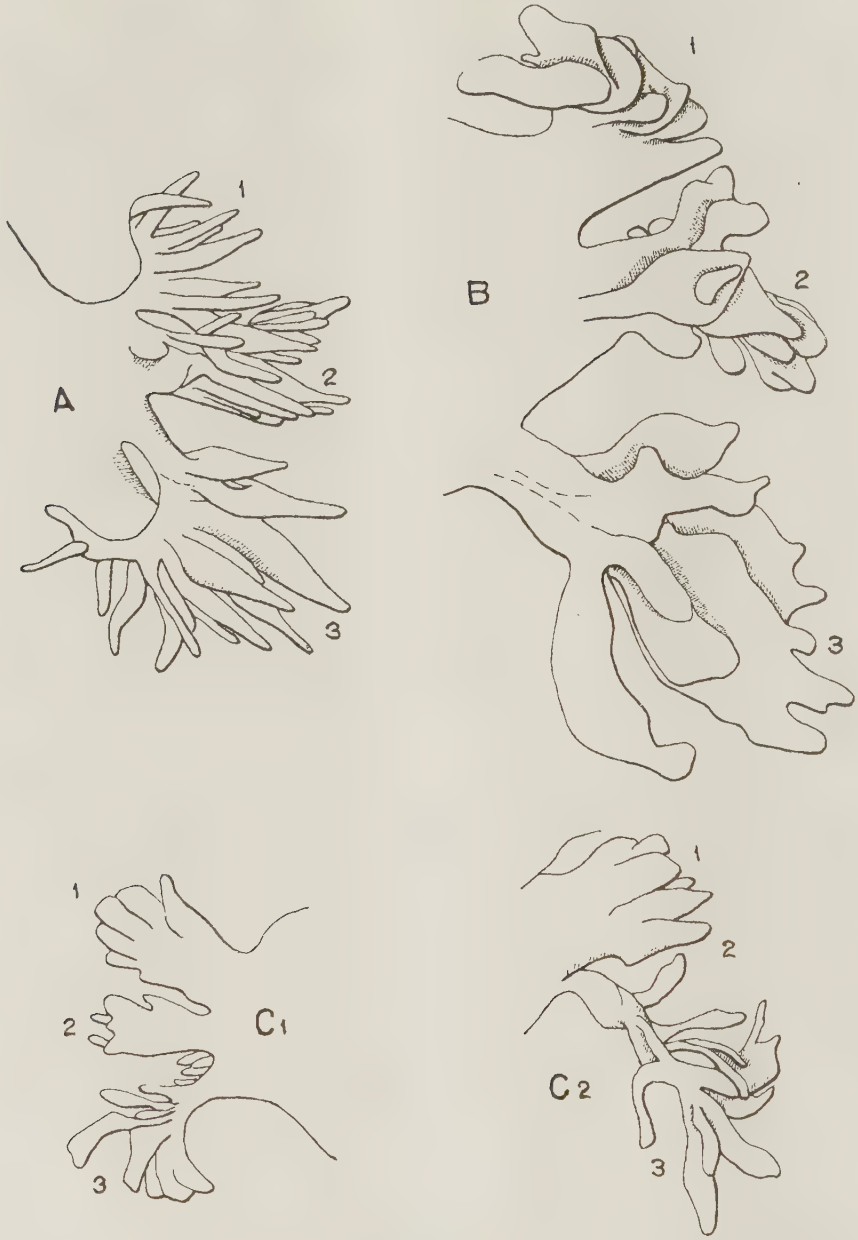


FIG. 20. — Evolution des branchies.

A — Branchie normale (× 10).
B — Les bords des lamelles commencent à s'arrondir (× 15).
C — Transformation de la branchie n° 1 en palette (× 8).
C_1 vue dorsale.
C_2 vue ventrale.

Squelette branchial.

Chez les Urodèles actuels, l'appareil hyobranchial de la larve est cartilagineux. Au cours de la métamorphose, il régresse progressi-

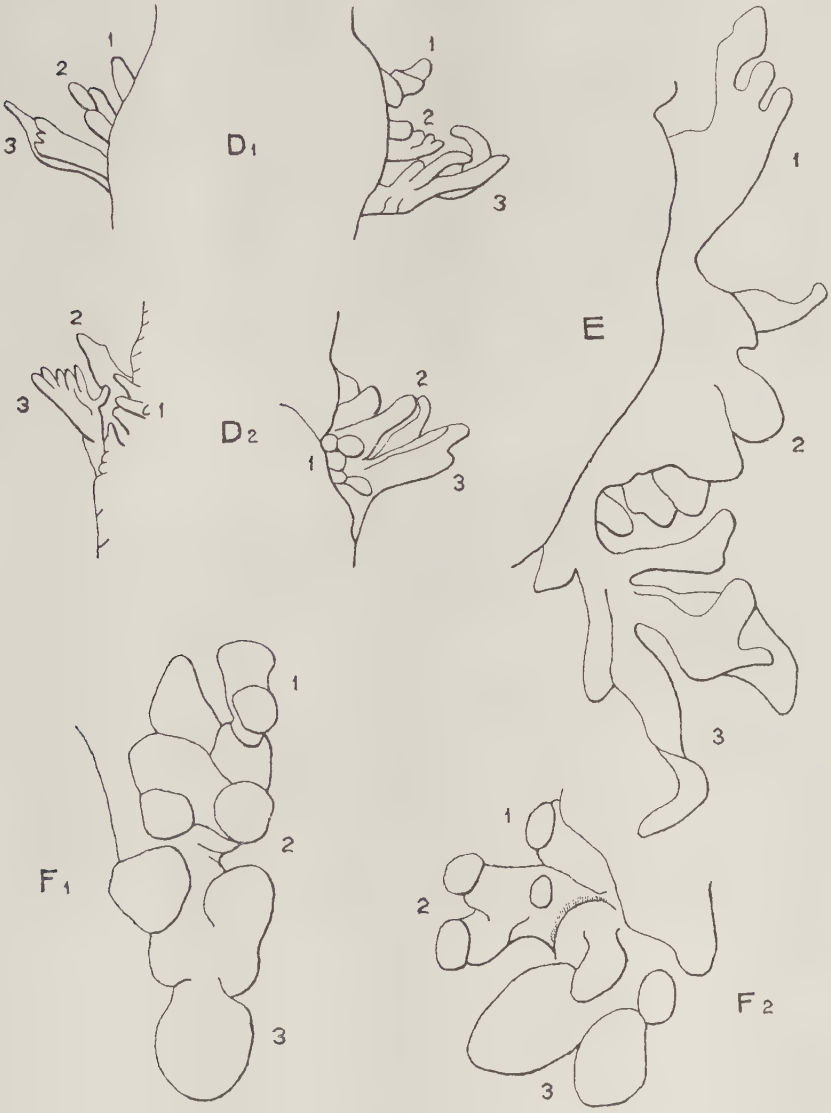


Fig. 21. — Evolution des branchies.

D — Branchie I se réduit à un bourrelet (× 8).
D_1 vue dorsale.
D_2 vue ventrale.
E — Evolution plus poussée (× 20).
F — Les trois branchies sont réduites à des bourrelets (× 20).

vement ; certains arcs branchiaux disparaissent ainsi que la plupart des cératobranchiaux ; d'autres se soudent à l'os hyoïde.

Les éléments hyobranchiaux sont ossifiés chez les formes néoténiques car ces Urodèles conservent toute leur vie la respiration branchiale.

Les formes semi-larvaires, qui perdent leurs branchies externes à l'état adulte, présentent des traces d'ossification dans leur appareil hyobranchial. Nous avons procédé à l'examen de cet appareil chez les « larves géantes » et les juvéniles à métamorphoses incomplètes, afin de repérer éventuellement des traces d'ossification.

Sur coupes histologiques, le squelette s'est révélé entièrement cartilagineux, même chez des femelles de 92 et 93 mm.

Nous pouvons penser que l'ossification tardive du squelette détermine des transformations dans la composition, la forme et le volume du squelette osseux. Ces modifications sont particulièrement nettes chez le mâle cavernicole, qui possède une tête beaucoup plus massive que celle de l'épigé.

La conservation du cartilage témoigne de la persistance de caractères larvaires chez les individus incomplètement métamorphosés.

IX-4. — La glande thyroïde.

La glande thyroïde joue certainement un rôle important au cours du développement des deux populations, épigée et hypogée, dont nous avons poursuivi l'étude. Nous savons depuis les recherches de Gudernatsch (1912) confirmées et complétées par d'autres biologistes que l'hormone thyroïdienne est responsable du déclenchement de la métamorphose. Nous connaissons maintenant son rôle d'intermédiaire entre l'hypophyse et les tissus intéressés par la métamorphose.

Au cours d'une métamorphose classique, telle que celle des épigés en lumière naturelle, la thyroïde se modifie de manière spectaculaire ; déformée par la forte pression des capillaires sanguins, les follicules présentent, à cette époque, de très hautes cellules renfermant des nombreux grains de sécrétions et un noyau excentrique. En outre, la colloïde prend une place de plus en plus réduite, la lumière du follicule étant comblée par de nombreuses vacuoles de résorption. Des coupes à travers la thyroïde de larves cavernicoles à différents âges montrent les aspects suivants :

— pendant la période précédant la métamorphose proprement dite, la thyroïde est active mais la sécrétion produite est peu abondante. La pression des vaisseaux sanguins est faible. Le follicule est rempli de colloïde et de vacuoles de résorption ; les cellules demeurent aplaties ; le noyau occupe une position centrale.

— pendant la période de prémétamorphose, aucun changement notable ne se manifeste dans la sécrétion thyroïdienne, aussi bien chez les cavernicoles que chez les épigés maintenus à l'obscurité. Des comparaisons entre les dimensions des follicules et des cellules

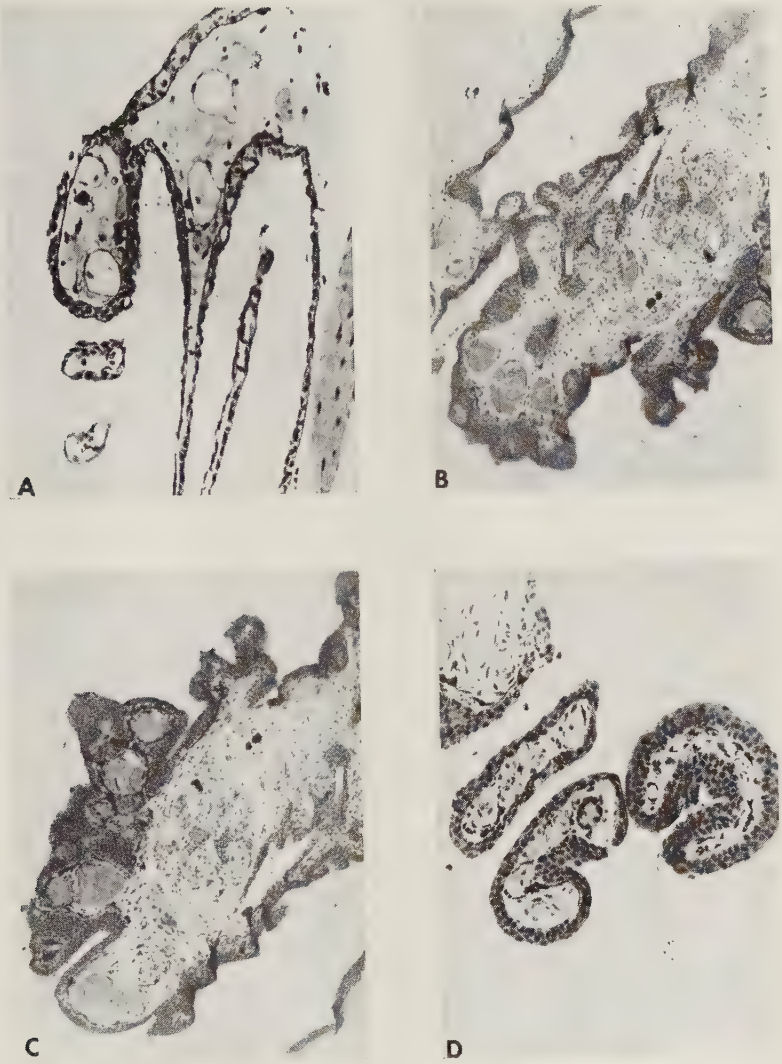


PLANCHE VII.

Coupes transversales à travers une branchie.

A — Epigé : capillaires entourés par une mince couche cellulaire.

B — Hypogé : capillaires des ramifications branchiales groupés et entourés de tégument juvénile épais.

C — Coupe plus postérieure : capillaires encore groupés, mais remontant vers le bord de la branchie.

D — Coupe la plus postérieure : digitations branchiales, avec tégument plus épais que A, mais permettant encore des échanges.

au cours de cette période, et en dehors de celle-ci, n'ont révélé aucune différence.

Ce n'est qu'au moment de la métamorphose proprement dite que l'on observe, dans la glande de profonds bouleversements, c'est-à-dire lorsque la larve atteint 75-85 mm. La glande prend alors un aspect semblable à celui que l'on observe au cours d'une métamorphose normale d'épigé maintenu en lumière naturelle.

De ces observations, on peut déduire que la prémétamorphose n'exige qu'une faible quantité de sécrétion glandulaire pour se manifester. Les coupes histologiques effectuées sur des exemplaires en prémétamorphose ne révèlent aucun accroissement notable de l'activité thyroïdienne. Cette constatation est valable aussi bien pour les épigés maintenus à l'obscurité, et subissant une prémétamorphose bien apparente, que pour les cavernicoles dont la prémétamorphose n'est décelable que sur coupes. Ces manifestations démontrent l'existence indiscutable de la phase de prémétamorphose. Elles corroborent l'hypothèse proposée par Bounhiol, Rémy et Disclos, selon laquelle la prémétamorphose et la métamorphose proprement dite se trouveraient sous la dépendance de deux organes différents : la préhypophyse et le diencéphale.

IX-5. — Etude de la préhypophyse.

L'étude du développement de cette glande présentait un double intérêt : — démontrer l'existence ou non d'un retard dans l'élaboration et l'émission de la sécrétion des cellules thyréotropes.

— vérifier que les cellules gonadotropes suivent nécessairement l'évolution somatotrope de l'individu, c'est-à-dire se développent chez les cavernicoles, non pas au moment de la métamorphose, mais bien avant, à l'époque de la différenciation des gonades.

A. *Euproctes épigés.*

Au cours des stades embryonnaires, les limites de la préhypophyse sont indicernables et ses affinités tinctoriales sont nulles.

Sur une larve de 22 mm (85 jours), nous avons constaté que le lobe glandulaire se présente sous forme d'une lentille fortement aplatie ; elle est constituée de trois épaisseurs cellulaires seulement. La disposition des cellules en cordons glandulaires commence à être visible, à ce stade. Accolées à l'infundibulum, quelques cellules prennent légèrement la coloration Bleu Alcian, encore assez floue en raison des limites cellulaires indistinctes.

Sur une larve de 27 mm (4 mois 1/2), les limites cellulaires sont nettes et l'organisation plus avancée. L'épaisseur du lobe a doublé. Les cellules alcianophiles s'y retrouvent, s'enfonçant vers la région centrale de la glande. Elles sont déjà caractérisées par le volume important de leur noyau et la minceur de leur cytoplasme. Sur les côtés de la *pars distalis,* on observe des cellules nettement plus grandes (6 $\mu \times 18 \mu$) qui se colorent en rose par la phloxine et en jaune par l'orangé G.

Dans les stades ultérieurs, jusqu'à une taille de 46 mm environ, on retrouve ces deux catégories cellulaires. Les cellules orangeophiles demeurent en général sur les côtés de la glande ; les cellules alcianophiles s'enfoncent plus profondément dans la masse cellulaire et acquièrent une position centro-ventrale. A ce stade, la région antérieure et dorsale est encore occupée par des cellules ne possédant aucune affinité tinctoriale définie.

A l'âge d'un an, la larve, dont la taille atteint 48-58 mm, est proche de la métamorphose. A ce stade, des cellules de grandes dimensions bien plus grandes que les alcianophiles se différencient dans la région antérieure de la glande, au niveau de l'infundibulum. Elles se colorent en bleu par le Tétrachrome de Herlant, et, en rose violacé, par le Bleu Alcian-PAS.

Simultanément apparaissent dans la zone antérieure, mais plus ventralement, des cellules bien moins nombreuses que les précédentes, elles sont arrondies, moins grandes et disposées en groupe

Fig. 22. — Coupe sagittale semi-schématique de la préhypophyse indiquant la position des différentes catégories cellulaires à la métamorphose.

autour des capillaires. Elles se colorent en violet aussi bien par le tétrachrome, que par le PAS Bleu Alcian ; parfois la coloration prend une teinte tirant sur le brun rougeâtre. Ainsi, peu de temps avant la métamorphose, quatre catégories cellulaires se trouvent présentes dans l'hypophyse (Fig. n° 22). Ce sont :

a) les cellules alcianophiles, de petite taille, pourvues d'un gros noyau et d'un cytoplasme réduit ; elles correspondent certainement aux cellules thyréotropes δ. Elles ont été décrites chez les Urodèles par Mazzi et col. (1966). Il signale que chez *Triturus cristatus*, leur cytoplasme est difficilement visible. Dans une note récente (1969), Rémy signale chez *Alytes obstetricans* les faibles dimensions de ces cellules (8 μ) qui renferment un noyau très petit (5 μ) contrairement au *Triturus*. Ce qui permet ici l'examen du cytoplasme. Chez les Euproctes, la pauvreté de ces cellules en cytoplasme ne nous a pas permis d'observer la perte des granulations pendant la métamor-

phose. Nous pouvons cependant reconnaître que le cytoplasme est nettement visible en dépit de son faible volume sur des coupes d'animaux approchant de la métamorphose ou au début de celle-ci. La coloration bleue est intense ; on observe des grains de sécrétion très nombreux dans les interstices cellulaires et des globules de sécrétion dans les capillaires. Plus tard, vers la fin de la métamorphose, la cellule ne se révèle que grâce à son gros noyau, le cytoplasme étant pratiquement inexistant.

b) la deuxième catégorie cellulaire, dans l'ordre d'apparition, ressemble par ses dimensions et ses affinités tinctoriales aux cellules somatotropes α. Ces cellules sont de grandes dimensions (25 μ × 15 μ) ; leur coloration rose n'est pas très intense.

c) De grandes cellules observées un peu avant la métamorphose, et se colorant en bleu par le Tétrachrome prennent place dans la partie antérieure, accolées à l'infundibulum. Elles se rapprochent par leurs affinités tinctoriales des cellules gonadotropes β productrices chez l'homme, de l'hormone de stimulation folliculaire.

d) Quant aux petites cellules, de teinte violette, peu nombreuses et localisées dans la zone rostro-ventrale, leur signification fonctionnelle n'est pas définitivement établie (Doerr-Schott et Dubois, 1970).

Nous arrêterons là notre description sur ces cellules, nous réservant de les revoir plus longuement lorsque nous aborderons l'étude de la reproduction.

En conclusion nous dirons que la différenciation des différents types cellulaires est fort tardive. La même remarque s'applique à d'autres Batraciens : *Pleurodeles waltlii* (Pasteels, 1957), *Bufo bufo* (Van Oort, 1966), *Pelobates cultripes* (Reyrel, 1967). Par contre, Rémy (1969) montre une différenciation cellulaire beaucoup plus précoce chez *Alytes obstetricans*.

B. *Cavernicoles.*

a) Nous avons déjà signalé combien il était difficile d'observer les cellules thyréotropes. Chez les hypogés, le cytoplasme de ces cellules se colore intensément au moment de la métamorphose. A cette phase les cellules sont très nombreuses et sont particulièrement abondantes dans la partie postérieure de l'hypophyse. On observe également des globules de sécrétion de grande taille à l'intérieur des vaisseaux sanguins.

b) Quant aux cellules gonadotropes, elles apparaissent lors de la différenciation sexuelle qui d'ailleurs n'est à peu près pas perturbée par l'obscurité. La date d'apparition de ces cellules est sensiblement la même que chez les épigés, mais elle précède nettement la métamorphose. Lors de la métamorphose proprement dite, elles se rencontrent en grand nombre, ce qui n'est point pour surprendre, puisque à ce stade, le développement des gonades est déjà très avancé.

c) L'accumulation des produits de la neurosécrétion est à tous les stades moins considérable que chez les épigés. Elle n'atteint jamais la moitié de la surface de l'infundibulum.

Conclusion relative à l'étude de l'hypophyse.

Les cellules thyréotropes, à gros noyau et à cytoplasme peu abondant font leur apparition au même âge, chez les hypogés comme chez les épigés. Cependant, le cytoplasme ne devient très colorable et bien apparent que peu avant la métamorphose : c'est-à-dire, avec un décalage de 12-14 mois chez les cavernicoles correspondant à celui de la métamorphose. L'accumulation de la sécrétion la rend très visible. Les cellules gonadotropes apparaissent à la même époque chez les épigés et les cavernicoles. Leur sécrétion débute en même temps que le développement des gonades.

Chapitre X.

Conclusion générale de la deuxième partie.

Il résulte des études comparées du développement et de la métamorphose des Euproctes épigés et hypogés, les constatations suivantes :

1. *L'obscurité ne ralentit pas la croissance.*

Nous dirons même qu'elle semble l'accélérer puisqu'à âge égal, une larve hypogée possède une taille plus grande, qu'une larve épigée. L'examen des courbes de croissance montre que le retard observé dans le développement de l'épigé découle de la basse température hivernale alors que la croissance des hypogés se poursuit toute l'année. Après le ralentissement dû à la mauvaise saison, la vitesse de croissance des épigés surpasse celle des hypogés (fig. n° 13) ; pour peu de temps d'ailleurs, puisque la métamorphose provoque un ralentissement considérable de la vitesse de croissance.

2. Par contre, *l'obscurité exerce une influence décisive sur la métamorphose des animaux hypogés.*

En élevage, elle retarde considérablement la métamorphose ; ce retard peut atteindre une année ; d'où l'obtention de larves « géantes ».

Dans certaines grottes, l'action de l'obscurité n'est pas seule à intervenir ; il faut tenir compte de la rareté de la nourriture dans le monde souterrain (Labouiche). En conséquence, la larve subit :

1) un retard dans la croissance et la métamorphose.

2) une métamorphose partielle ; l'animal juvénile garde ses branchies pendant un temps qui varie suivant la quantité de nourriture disponible.

Ces métamorphoses partielles et provisoires représentent incontestablement une tendance vers la néoténie.

3) Au cours de nos expériences, nous avons pu constater un fait qui nous a paru important : *l'obscurité favorise la dissociation des phénomènes dont l'ensemble constitue « les métamorphoses ».*

En élevant des épigés dans un milieu souterrain, on constate que :

a. La première partie de la métamorphose ou prémétamorphose a lieu au même âge et avec la même taille que la métamorphose normale des épigés à la lumière naturelle.

b. La métamorphose proprement dite ne survient qu'après une attente assez variable au moins quatre mois, temps nécessaire à l'adaptation physiologique de l'Euprocte à son nouveau milieu. Ces

conditions s'accentuent chez l'hypogé : la prémétamorphose n'est plus apparente, tandis que la métamorphose proprement dite est considérablement retardée.

4) La comparaison des courbes de croissance fait apparaître l'existence d'un point important qui se situe aux environs de 300 jours. Ce point est repérable sur les courbes construites (fig. n° 14). Nous l'avons observé chez :

a. les épigés élevés à l'obscurité, au début de la prémétamorphose (Fig. n° 18),

b. les cavernicoles, à l'apparition du pigment juvénile (Fig. n° 10),

c. les cavernicoles élevés à la lumière naturelle, au moment où ils cessent de s'alimenter (Fig. n° 19),

d. les épigés à la lumière naturelle, au moment de la métamorphose (avec un décalage chronologique dû à l'arrêt hivernal) (Fig. n° 7).

Chez tous, la taille est comprise entre 48 et 55 mm ; c'est à ce stade que débutent les transformations physiologiques qui vont bouleverser l'organisation larvaire et qui constituent la métamorphose.

5) L'étude histologique de quelques organes larvaires nous permet de compléter heureusement les résultats énumérés ci-dessus :

— l'étude des gonades a confirmé l'indépendance de leur développement par rapport à la métamorphose ; les larves « géantes » possèdent des gonades très développées alors qu'elles restent incomplètement métamorphosées.

Des coupes de tégument d'un individu hypogé révèlent la présence du pigment juvénile et des glandes cutanées signe de prémétamorphose, à un stade de développement qui est semblable chez épigés et hypogés. La glande thyroïde demeure en hypofonctionnement jusqu'à la métamorphose proprement dite.

Enfin, les cellules thyréotropes de l'adénohypophyse semblent ne devenir fonctionnelles que très tard, à l'époque de la métamorphose proprement dite, tandis que l'évolution des cellules bêta suit celle de la différenciation des gonades.

TROISIÈME PARTIE.

LE CYCLE SEXUEL DE L'EUPROCTE.

Nous ne possédions, jusqu'à ces dernières années, aucune documentation sur la sexualité de l'Euprocte. Les premières observations consacrées au testicule adulte sont dues à Rouy-Grabié (1969) Nous entreprenions à la même époque des recherches principalement d'ordre histologique. En effet, la comparaison du cycle sexuel s'effectuant dans deux milieux différents exigeait une connaissance approfondie de l'anatomie du testicule et de ses variations structurales au cours du cycle sexuel. D'autre part, nous ne possédions aucun travail se rapportant à l'ovaire et aux conduits sexuels femelles.

Le matériel qui a servi à nos études provient d'un affluent du Garbet à Aulus-les-Bains (Ariège), lieu choisi en raison de sa facilité d'accès, de son altitude et de la proximité des grottes renfermant des Euproctes. Dans cette station l'Euprocte se rencontre à 900 m, altitude voisine de celle de la grotte du Siech (850 m). Ces deux stations permettent de dresser des comparaisons valables, tandis que la station du vallon d'Estibère (2328 m) correspond à des conditions climatiques très différentes. Comme les Euproctes se rencontrent généralement à une plus haute altitude, il conviendra de confronter les données provenant de stations d'altitudes différentes. Ce sujet fera l'objet d'une prochaine publication, intitulée « Effet de l'altitude sur le cycle sexuel de l'Euprocte ».

Dans le milieu souterrain, il est possible de capturer les individus pendant tout le cours de l'année, tandis que dans la station épigée d'Aulus, on ne peut les apercevoir et les récolter que du printemps à l'automne.

Nos prélèvements ne pouvaient débuter qu'après leur retour à l'eau (avril-mai) ; ils se poursuivaient jusqu'en novembre. Les adultes épigés destinés à l'expérimentation ont été prélevés tous les mois ; tandis que les hypogés n'étaient capturés, en raison de leur petit nombre, que tous les deux mois environ. Nous pensions tout d'abord étudier les variations du cycle sexuel en mesurant leur poids, mais cette méthode était inutilisable en raison du petit nombre d'individus prélevés dans la grotte. Aussi avons-nous eu recours à la méthode histologique.

Chapitre XI.

Copulations.

On observe, aussi bien dans la nature qu'en élevage, des copulations pendant toute l'année. Néanmoins, d'après les observations portant sur six années, et concernant les individus placés en élevage, nous avons remarqué des variations saisonnières.

1° *Observations dans le milieu naturel.*

a) Dans les torrents de montagne, le rapprochement des sexes est particulièrement fréquent après la période d'hivernage. A cette époque, les animaux se rassemblent sous les cascades (ch. IV-1) ; les copulations sont alors très nombreuses ; elles deviennent ensuite plus rares à haute altitude ; elles demeurent plus fréquentes à moyenne altitude ; dans nos stations, nous avons observé une ou deux, lors de chacune de nos visites.

b) Dans la grotte du Siech qui est peuplée par une colonie peu importante, quelques copulations se produisent en petit nombre en hiver (novembre et décembre) et au printemps (avril) — mais leur nombre est trop faible pour que nous puissions en déduire l'époque du rapprochement des sexes.

2° *En captivité.*

Despax (1923) signale que les copulations étaient fréquentes dans ses élevages.

Nos observations ont porté sur les individus conservés dans la grotte de Moulis. Elles portent sur de très nombreux individus suivis régulièrement pendant quatre années consécutives. Nous nous sommes proposée de fixer le rythme saisonnier des copulations. Nos observations nous ont permis d'établir le graphique figuré ci-contre (Fig. n° 23). Le tracé montre que les copulations sont fréquentes au printemps (mars-avril), elles se poursuivent jusqu'en juillet ; par la suite, on note une diminution brutale de leur nombre qui demeure très faible jusqu'en décembre. Despax signale que, dans ses élevages. il a constaté la rareté relative des copulations en juillet, août et septembre.

3° *Comparaison.*

Plusieurs constatations se dégagent des résultats obtenus sur les épigés et les hypogés :

a) Dans les deux cas le nombre de copulations atteint son minimum à la même époque, en juillet, août et septembre ;

b) Des copulations ont eu lieu en hiver, chez les hypogés qui mènent une vie aquatique toute l'année.

c) Le taux de copulations dans nos élevages est très élevé en mars ; ce maximum correspond, avec un certain décalage, à l'époque de l'intense rapprochement des sexes qui a lieu en mai et juin, en altitude moyenne et, en juillet, à haute altitude. Dans la grotte du Siech la température de l'eau est de 7 à 8° en hiver, devient légèrement plus élevée en mars, occasionnant ainsi un léger décalage.

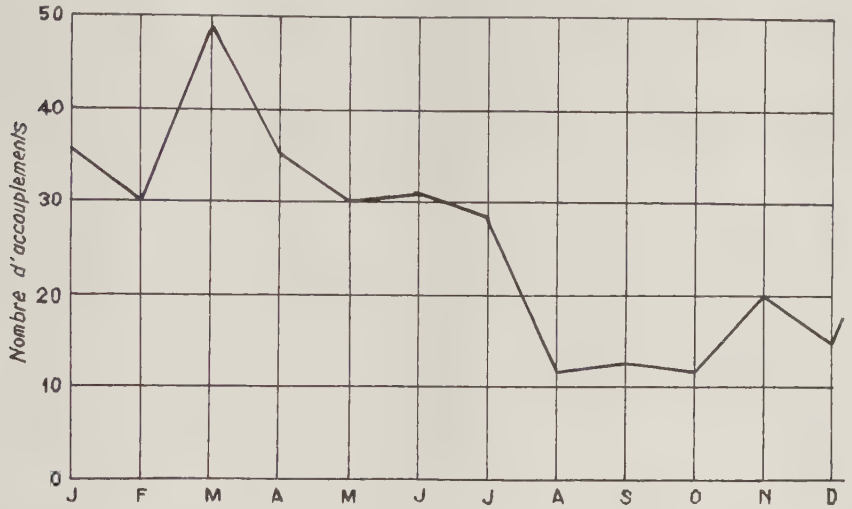


Fig. 23. — Variations des accouplements à la grotte-laboratoire.

Conclusion.

Le rapprochement des sexes qui est saisonnier chez les Euproctes épigés, se poursuit tout au long de l'année chez la race cavernicole.

Cependant, suivant les époques de l'année, la courbe relative aux hypogés subit les mêmes variations que celle des épigés : elle atteint son maximum au printemps, et son minimum à la fin de l'été.

Hormis le léger décalage printannier, le milieu cavernicole ne modifie pas la fréquence des copulations. La comparaison ne peut s'étendre aux mois d'hiver, les épigés n'étant alors plus visibles.

Chapitre XII.

Cycle sexuel du mâle : Histologie comparée.

XII-1. — Epigés. Description du testicule.

A l'état adulte, l'Euprocte possède un très gros testicule (Fig. n° 24), souvent multilobé. Une semblable conformation se retrouve chez de nombreux Urodèles parmi lesquels on peut citer, pour nos régions européennes : *Salamandra salamandra, Triturus cristatus,*

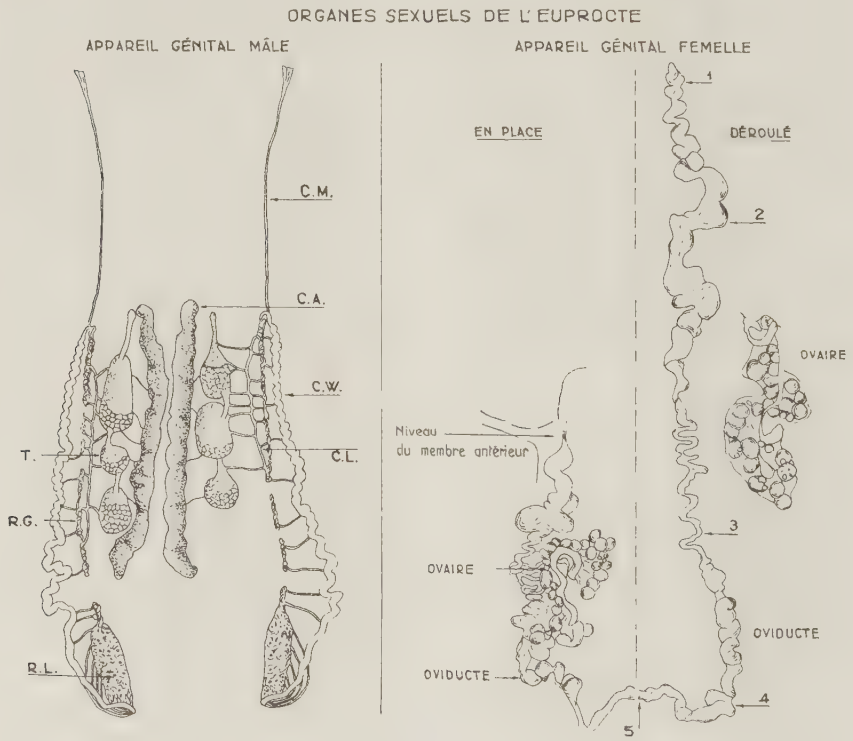


Fig. 24. — Organes sexuels de l'Euprocte :
— Appareil génital mâle (d'après S. Grabié).
C. M. : Canal de Müller.
C. W. : Canal de Wolff.
C. A. : Corps adipeux.
C. L. : Canal longitudinal.
T. : Testicule.
R. G. : Rein génital.
R. L. : Rein lombaire.
— Appareil génital femelle.

T. palmatus, Euproctus rusconi. Chez certains Urodèles, le mode de vie de l'animal semble provoquer la formation de testicules multiples. Il en est ainsi chez les Pleurodèles capturés dans la nature, alors que chez ceux qui sont élevés au laboratoire, le testicule demeure unilobé. Ce n'est pas le cas pour l'Euprocte qui présente, en élevage, des testicules multilobés. D'après nos observations, le nombre de lobes par testicule paraît être de quatre le plus souvent et plus rarement, cinq.

Chaque nouveau lobe se forme à l'extrémité postérieure du testicule, tandis que le lobe antérieur est éliminé progressivement. Un pédoncule sépare deux lobes consécutifs ; il est constitué par un tissu interstitiel conjonctif englobant :

— des cystes à l'état glandulaire (anciens cystes à spermatozoïdes dont les produits sexuels ont été évacués) ;

— des spermatogonies de réserve ;

— des canaux collecteurs des produits sexuels.

L'épithélium, tapissant le pédoncule, est constitué sur une certaine étendue de cellules hautes, s'enfonçant quelquefois à l'intérieur du tissu conjonctif : on l'appelle épithélium columnaire.

Les lobes intermédiaires du testicule multilobé présentent la même structure que celle d'un testicule simple, unilobé. Nous décrirons seulement la structure d'un lobe, la disposition des autres lobes étant semblable pour un testicule donné.

L'étude macroscopique révèle l'existence de deux zones dans chaque lobe :

— une première zone, antérieure, à grain fin, dont l'aspect granuleux s'accentue au voisinage de la deuxième zone ;

— une deuxième zone, postérieure, dont le grain est plus grossier ; sa forme est celle d'un hexagone plus ou moins régulier.

Ces deux zones correspondent aux stades successifs de la spermatogenèse ; le rapport de leurs volumes varie au cours de l'année.

La première zone correspond à la première phase de la spermatogenèse (des spermatogonies primordiales aux spermatides).

On distingue de l'avant vers l'arrière :

— dans la région antérieure du lobe (partie très étroite), des spermatogonies primordiales (1) ;

— des spermatogonies secondaires ;

— des cystes à spermatocytes I ;

— des cystes à spermatocytes II ;

— des cystes à spermatides.

La deuxième zone comprend uniquement des cystes à spermatozoïdes. Nettement séparée de la première par le « plan limite », elle

(1) On en retrouve d'ailleurs dans les cystes se trouvant à d'autres stades de la spermatogenèse.

joue le rôle de lieu de stockage des produits sexuels, avant leur expulsion dans les canaux évacuateurs. Ainsi, les stades de la spermatogenèse se succèdent dans le sens antéropostérieur. Le corps

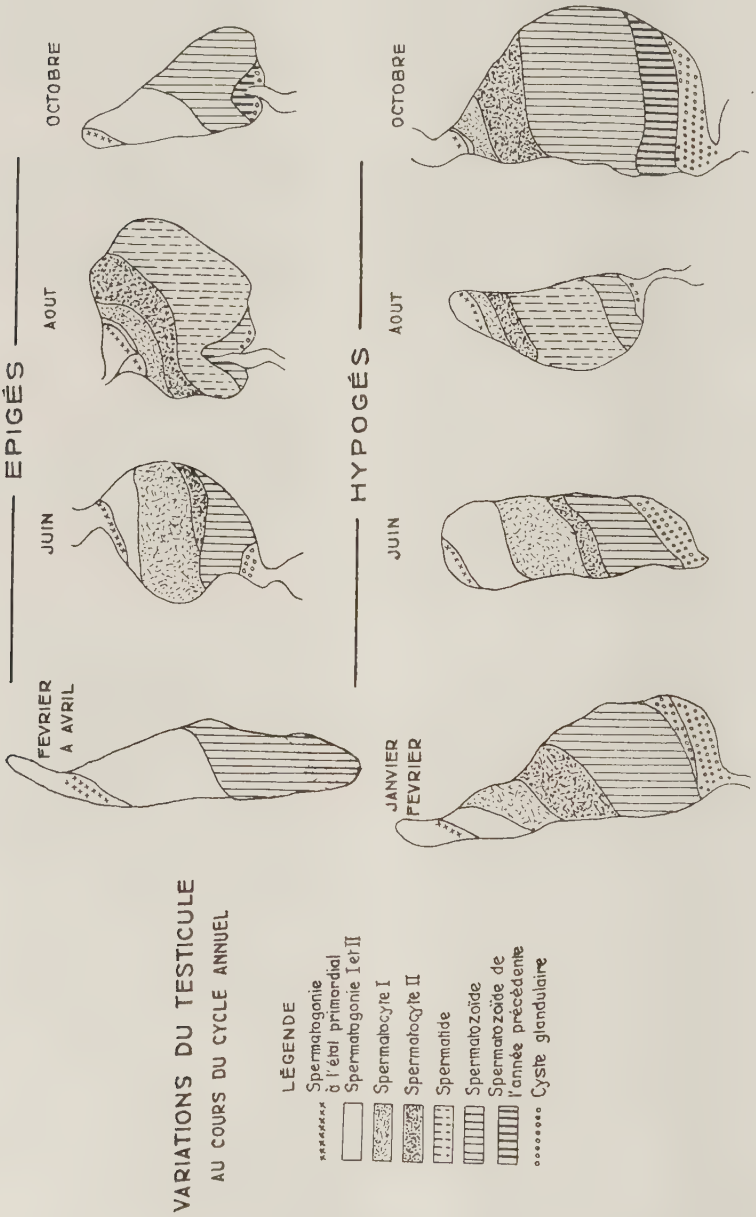


FIG. 25. — Variations du testicule au cours du cycle annuel : comparaison épigés - hypogés.

adipeux de la forme épigée est considérable à l'entrée de l'hiver ; il diminue de volume jusqu'au début de l'été, époque pendant laquelle il reprend son volume initial. Le corps adipeux de l'hypogé est plus constant, peut être en raison de l'évacuation des spermatozoïdes qui est uniformément répartie.

XII-2. — Cycle sexuel. Modifications subies par le testicule au cours de l'année (Fig. n° 25). Epigés.

Mai et juin : (Planche IX A)

La zone antérieure de chaque lobe contient de nombreuses spermatogonies I et II en voie de transformation en spermatocytes I ;

La zone postérieure possède, outre le stock de cystes à spermatozoïdes de l'année précédente, de nombreux cystes en pleine activité spermatogénétique. (Expulsion des Spermatozoïdes).

Juillet :

Les spermatocytes I se transforment en spermatocytes II, et occupent une très large place dans le testicule. On observe quelques cystes à spermatides au niveau de la deuxième zone, qui stocke toujours les spermatozoïdes de l'année précédente. Quelques cystes glandulaires indiquent une évacuation continue, mais bien moins importante que précédemment.

Août : (Planche X A)

La zone antérieure est constituée, pour les 4/5 de son volume de cystes à spermatides qui commencent à se transformer en cystes à spermatozoïdes. Au cours de cette transformation, ils s'accolent à l'ancienne zone postérieure des cystes à spermatozoïdes de l'année précédente.

Fin septembre : (Planche XI A)

Le testicule s'est modifié.

a) La zone antérieure, devenue très petite, ne renferme plus que des spermatogonies I.

La zone de spermatocytes II, non transformés en spermatides et de spermatozoïdes dégénérés, représente le nouveau « plan limite » de séparation des deux zones du lobe.

b) La zone postérieure joue toujours le rôle de dépôt. Cependant, elle comprend maintenant deux parties que l'on distingue grâce à leurs affinités différentes pour les colorants :

L'une, grande, occupée par les cystes à spermatozoïdes venant de se former (à partir des spermatides du mois d'août) ;

l'autre, postérieure, réduite, correspondant à l'ancienne zone des cystes de l'année précédente.

Au bord inférieur de cette dernière, la présence de cystes glandulaires est due à l'expulsion des spermatozoïdes. Leur nombre qui est important indique une recrudescence de l'expulsion des sperma-

tozoïdes de l'année précédente. Cette deuxième élimination, qui est importante, avait été déjà observée par Adams (1940) sur *Triturus viridescens* et par Joly (1968) sur *Salamandra salamandra*.

Au printemps on ne trouve plus trace de la zone renfermant les produits sexuels anciens.

Octobre et novembre :

Le testicule présente un aspect semblable à celui que l'on observe en mai. On y retrouve une large zone de stockage de spermatozoïdes et une petite zone de spermatogonies.

XII-3. — Remarques.

a) Au mois de février nous avons sacrifié quelques individus de notre élevage afin d'observer l'état de la gonade. Elle présente la même apparence que celle des mois de novembre et de mai.

b) Pendant les mois d'hiver, d'octobre à mai, le testicule ne s'est pas modifié ; la glande se trouve à l'état de repos ; on observe pendant cette période un dépôt de produits sexuels mûrs. La spermatogenèse est active pendant l'été, époque à laquelle l'Euprocte reprend une vie active.

Il apparait ainsi que le cycle sexuel se trouve sous la dépendance de la température. Ifft (1942) avait établi l'action défavorable des basses températures sur la survie des spermatocytes et des spermatides. Or, l'Euprocte est soumis à de très basses températures au cours de l'hiver, et d'autant plus que l'altitude est élevée. Il est donc normal que les stades spermatocytes et spermatides disparaissent au moment du refroidissement hivernal.

c) Si l'on tient compte du cycle sexuel des individus peuplant le torrent de Castelmouly (Rouy-Grabié 1969), la formation des cystes à spermatozoïdes débute en septembre, alors qu'à Aulus, elle commence en août.

A notre avis, ces différences d'époques de maturation se trouvent sous la dépendance des variations thermiques : plus la température est élevée, plus la spermatogenèse est précoce. Il est bien certain qu'un individu inaugurant la phase de spermatogenèse en juin (comme cela se produit lorsque la neige tombe encore en mai) aura tendance à terminer celle-ci bien plus tard qu'un individu dont la spermatogenèse débute fin avril. D'ailleurs, l'étude histologique de deux mâles d'années différentes (1966 et 1969) mais du même mois (août) en apporte la confirmation.

Conclusion.

a) La spermatogenèse de l'Euprocte des Pyrénées se poursuit pendant toute la période de vie aquatique. Elle est arrêtée en hiver (glande au repos) en raison des basses températures. Les produits sexuels demeurent inactifs pendant plusieurs mois, avant d'être expulsés dans les canaux déférents, au printemps suivant.

b) Pendant sa période de vie active, l'Euprocte utilise les spermatozoïdes de l'année précédente.

c) Dans chaque lobe :

— la spermatogenèse se déroule dans la zone antérieure de mai à octobre.

— les produits sexuels formés sont stockés dans la zone postérieure d'octobre à mai.

XII-4. — Hypogés. Cycle sexuel.

On peut disposer d'hypogés, toute l'année, encore que leur nombre soit faible. Afin de ne pas détruire cette précieuse colonie et quand même pouvoir comparer les hypogés aux épigés, nos observations ont été poursuivies de décembre à février et pendant les mois de vie active des épigés.

En décembre et janvier (Fig. n° 25), la zone antérieure du lobe renferme des spermatogonies I et II, ainsi que des spermatocytes I et II. Quelques spermatocytes sont en état de dégénérescence ; non seulement dans la partie du « plan limite » défini précédemment, mais également dans la partie supérieure où leur disposition est assez désordonnée.

Les spermatides font défaut. La zone postérieure renferme un grand nombre de cystes à spermatozoïdes. Vers le bas, prennent place les cystes glandulaires.

Remarques.

Si le testicule de l'animal épigé présente en hiver tous les symptômes d'un organe à l'état de repos (spermatogenèse arrêtée et aucune évacuation de produits sexuels), il n'en est pas de même pour les hypogés. Chez ces derniers, on constate une expulsion de produits sexuels, liée à la présence de cystes glandulaires et de cystes libérant leurs spermatozoïdes qui s'accumulent dans les canaux sexuels.

On observe une zone de cystes à spermatogonies II et à spermatocytes I et II, zone d'ailleurs assez étroite en comparaison avec la zone inférieure.

Cependant, la spermatogenèse est arrêtée, comme le prouve l'absence de cystes à spermatides. Certains cystes à spermatocytes présentent des phénomènes de dégénérescence, entraînant la formation d'un « plan limite » entre les deux zones.

En février.

La zone antérieure du testicule présente le même aspect que pendant les mois précédents, mais la dégénérescence est plus accentuée ; les spermatogonies I et II et spermatocytes I sont toujours présents. Dans la zone postérieure, les spermatozoïdes occupent une large place. Cependant, l'extrémité postérieure renferme trois couches de cystes glandulaires qui occupent environ le tiers de cette zone. Ils apportent la preuve d'une expulsion assez importante de produits sexuels.

En mai. (Fig. 25).

Les zones à spermatogonies I et II ont augmenté de volume. Les spermatocytes I sont présents et commencent à se diviser. La zone postérieure diminue de taille, ainsi que le nombre de cystes glandulaires.

En août.

Des modifications importantes se manifestent.

Dans la zone antérieure, les spermatocytes n'occupent plus qu'une petite place. Ils dégénèrent et leurs restes fixent le nouveau « plan limite ». Une large zone de spermatides est en cours de transformation en spermatozoïdes.

Dans la zone postérieure, les spermatozoïdes de l'année précédente remplissent encore un espace considérable. On n'observe pas ou peu de cystes glandulaires. L'évacuation de spermatozoïdes est très faible pendant la période de spermatogenèse.

En octobre.

Deux zones de spermatozoïdes sont désormais présentes côte à côte : la récente formée en août et septembre, l'ancienne qui, encore que diminuée, reste importante. Les spermatogonies I et II sont présentes.

Notes.

Le cycle sexuel de l'Euprocte hypogé mâle est quelque peu différent.

a) La spermatogenèse se produit toujours en été, mais l'expulsion des spermatozoïdes est continue, et particulièrement intense pendant la saison hivernale, décembre, janvier, février.

b) La dégénérescence des spermatocytes, consécutive à la fin de la spermatogenèse chez les épigés (formation du « plan limite ») ne suit pas le même rythme chez l'hypogé. En hiver, la dégénérescence se déroule lentement, à l'intérieur d'un nombre assez réduit de cystes. La basse température de l'hiver interdit à l'épigé de conserver ses spermatocytes I et II et ses spermatides ; ils sont détruits par le froid. A l'intérieur de la grotte, la température de l'eau qui est de 8-9° est suffisante pour permettre aux spermatocytes de subsister. Les zones à spermatocytes I et II persistent tout l'hiver, manifestant une dégénérescence très lente jusqu'en février. Cette zone n'existe plus en mai ; elle se termine au printemps pour faire place à une nouvelle phase de spermatogenèse.

Elevage de Moulis.

Au mois de février, on observe dans la zone antérieure du testicule une spermatogenèse comportant un très grand nombre de cystes à spermatides, celles-ci se transforment en spermatozoïdes. Cette observation confirme qu'il n'est point possible de tenir compte des individus maintenus en élevages pour établir les modalités du cycle

sexuel. Car celui-ci est modifié, non seulement par le mode de vie des animaux en captivité, mais surtout par la constance de la température de l'eau.

Conclusion.

La vie dans une grotte, à l'obscurité totale, et le maintien constant dans le milieu aquatique ne perturbent pas la spermatogenèse proprement dite et provoquent seulement l'expulsion des spermatozoïdes pendant presque toute l'année, la lente dégénérescence des spermatocytes et leur persistance pendant l'hiver.

Il convient de s'interroger sur les facteurs qui affectent le cycle sexuel dont les variantes ont été décrites dans les lignes précédentes. Doit-on les attribuer à la température de l'eau ou à l'obscurité ? Pour répondre à cette question il serait nécessaire de faire agir séparément les deux facteurs, température et obscurité. C'est à dire, soit maintenir les Euproctes dans l'obscurité en faisant varier la température comme dans le milieu naturel, soit les placer à température constante en modifiant l'intensité lumineuse.

Ces expériences sont très difficiles à réaliser au laboratoire, car les cavernicoles y subissent au printemps une déficience alimentaire (métamorphose des Chironomes) préjudiciable au moment où, habituellement, ils reçoivent une nourriture suffisante dans la grotte naturelle.

La température doit jouer un rôle important, rôle confirmé par les expériences de Ifft (1942) relatives à l'action des basses températures. Le rôle de la privation de lumière nous paraît, par contre, plus douteux.

Chapitre XIII.

Cycle sexuel de la femelle. Histologie comparée, mesures.

XIII-1. — Description de l'appareil génital de l'Épigé.

La gonade du jeune Euprocte se différencie très tôt en ovaire, lorsque la taille des jeunes larves atteint 29 à 30 mm. Les cellules germinales évoluent rapidement jusqu'au stade oogonie. Les oogonies se transforment en oocytes avant la métamorphose. Aussitôt après celle-ci, les oocytes commencent à s'accroître ; on les nomme alors auxocytes.

L'appareil génital femelle acquiert sa conformation définitive lorsque l'animal atteint 88 à 95 mm de longueur. C'est alors que les auxocytes amorcent leur vitellogenèse. D'autre part, le canal de Müller, jusqu'alors rectiligne, devient sinueux.

L'appareil génital femelle (Fig. n° 24) présente les mêmes caractères que celui des Salamandridae, Mac Curdy (1931), chez *Triturus torosus*, Adams (1925) chez *Triturus viridescens*.

a) *L'ovaire.*

La longueur de l'ovaire varie entre 12 et 22 mm. Quand il renferme des œufs nombreux et ayant accompli leur vitellogenèse, il atteint les dimensions de 21 à 22 mm sur 10 à 11 mm (longueur minimale 12 à 13 mm en été).

Le sac ovarien est suspendu de chaque côté de la ligne médiane ; son mésentère s'attache en avant, à la région postérieure du poumon et en arrière au niveau de la partie antérieure du rein lombaire. Le corps adipeux occupe une position parallèle à celle de l'appareil génital ; il acquiert, par la suite, une forme ondulée, résultant de l'accroissement considérable des auxocytes.

A l'intérieur du mésentère et de la membrane entourant l'ovaire ou peritoneum, on observe la présence :

— d'oogonies ;

— d'oocytes de petites dimensions ;

— d'auxocytes de moyennes et de grandes dimensions ;

— d'œufs de taille supérieure à 2 mm (dimension maximale 2,6 mm) ;

— d'œufs en dégénérescence ;

— d'enveloppes folliculaires (thèques) abandonnées après l'ovulation.

b) *Les oviductes.*

Ils prennent généralement un très grand développement et s'étendent de chaque côté de la ligne médiane, depuis la région antérieure du tronc (niveau des pattes antérieures), jusqu'à leur débouché dans la partie antérieure du cloaque. Au niveau du rein génital, les oviductes s'éloignent de la ligne médiane et se placent plus latéralement par rapport aux ovaires. On distingue macroscopiquement cinq régions dans l'oviducte. Une observation microscopique n'aurait pas été inutile, car elle aurait pu nous renseigner sur l'activité sécrétrice des différentes catégories cellulaires. Cependant ce travail nécessitait une longue étude histochimique que nous ne pouvions entreprendre.

Nous signalerons simplement les différentes régions de l'oviducte :

— 1re région : très courte, servant à la réception de l'œuf.

— 2e région : longue, de couleur translucide, contenant de très hautes cellules ; la lumière de ce conduit est étroite.

— 3e région : opaque, longue, mais de diamètre très étroit. A ce niveau, l'oviducte s'enroule en formant des boucles qui se recoupent.

— 4e région : ressemblant à la seconde : tube contourné, translucide, à diamètre large, tapissé de cellules hautes ne laissant place qu'à une lumière étroite.

— 5e région : zone marginale constituée par un tube droit, étroit, débouchant dans le cloaque.

Durant tout l'été, les canaux demeurent larges. Ils sont en état d'activité sécrétrice et élaborent les différentes enveloppes de protec-

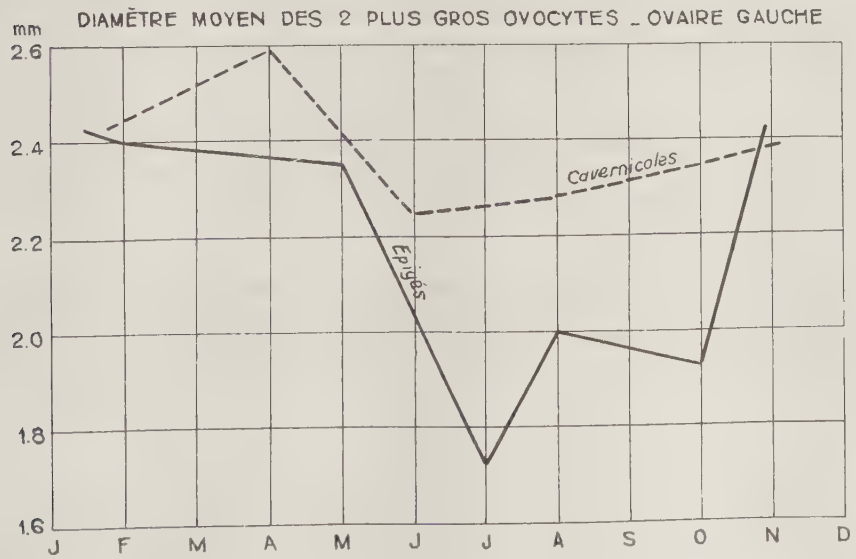


Fig. 26. — Diamètre moyen des deux plus gros ovocytes : variations annuelles.

tion de l'œuf. En hiver, la lumière du tube est plus grande et les cellules moins hautes.

XIII-2. — Etude du cycle des épigés femelles.

Afin d'observer le déroulement du cycle sexuel au cours d'une année, nous avons effectué chaque mois, de mai au début de novembre, des coupes longitudinales dans l'ovaire de six femelles. Nous avons relevé le nombre d'œufs, d'une taille supérieure à 2 mm et celui des œufs dont la taille est comprise entre 1 et 2 mm. De plus, le diamètre des deux plus grands ovocytes de l'ovaire gauche a été mesuré (Lamothe et Coll 1956) (Fig. n° 26).

Dans des coupes longitudinales ou transversales de l'ovaire, les ovocytes présentent une forme elliptique plus ou moins altérée par la pression qu'ils exercent les uns sur les autres. Pour les mesures, nous avons choisi deux axes principaux dont les longueurs ont été additionnées et la somme obtenue divisée par deux. Il suffit alors d'établir une moyenne d'une série d'indices relatifs à des œufs de même âge.

Tableau XI.

Moyenne des diamètres des deux plus gros ovocytes de l'ovaire gauche.

Nombre de ♀	Mois	Moyenne des diamètres	
		Epigés	Hypogés
2 - 2	Février	2,417	2,455
4	Avril		2,609
3	Mai	2,345	
6	Juin		2,249
6	Juillet	1,726	
6 - 6	Août	2,016	2,290
6 - 6	Octobre	1,902	2,340
2	Novembre	2,462	

En mai.

8 à 15 œufs d'une longueur supérieure à 2 mm ont été observés dans chaque ovaire. Chez les jeunes femelles examinées (taille 100 à 105 mm), l'ovaire ne contient pas un aussi grand nombre d'ovocytes de cette dimension, mais seulement deux ou trois. Ce nombre augmente d'année en année pour atteindre un maximum qui est égal à 15.

En juillet.

Tous les ovaires observés portent des traces d'ovulation. En général, l'enveloppe folliculaire s'aplatit entre les autres ovocytes ; au bout de quelque temps, elle se réduit à un simple amas pigmenté qui

se résorbe peu à peu. Certaines femelles possèdent des traces d'ovulation peu nombreuses ; dans ce cas, le nombre d'œufs dont la taille est supérieure à 2 mm est important.

Exemples.

— ♀ de 132 mm, ponte complètement effectuée. Ovaire très réduit. Il ne reste que des petits ovocytes, peu nombreux, et des traces d'ovulation

— ♀ de 147 mm. Nombre maximum d'auxocytes supérieurs à 2 mm. Aucune trace de ponte ; celle-ci ne semble pas avoir commencé.

— ♀ de 119 mm. Quatre traces d'ovulation. 8 ovocytes de 2,5 mm de diamètre dont 5 sortis au tiers ou à la moitié du peritoneum ; ovulation en cours pour plusieurs d'entre eux.

On remarque qu'à cette époque, le corps adipeux est extrêmement mince ; on l'aperçoit très difficilement à travers les auxocytes.

En août.

On retrouve sur les coupes les mêmes images, cependant, la ponte est plus avancée.

Exemples :

— ♀ de 118,5 mm. 6 traces d'ovulation et 10 œufs restants, d'un diamètre supérieur à 2 mm ; deux d'entre eux sont aux 3/4 sortis du peritoneum.

— ♀ de 112 mm. Une dizaine de traces d'ovulation. Il reste un ovocyte de taille supérieure à 2 mm et deux d'un diamètre inférieur. Ponte presque terminée.

— ♀ de 123 mm. Ponte ayant commencé. Deux traces d'ovulation. Il reste une douzaine d'œufs supérieurs à 2 mm.

— ♀ de 126 mm. Même image que ci-dessus.

La ponte s'effectue en août. Chez beaucoup de femelles, elle est presque achevée ; chez d'autres, on trouve encore beaucoup d'ovocytes supérieurs à 2 mm et seulement quelques traces d'ovulation.

L'ovogenèse se déroule très lentement pendant les mois de juillet et d'août. Le nombre d'oocytes, faible au début de la saison estivale, s'accroît en juillet. En août, on observe un grand nombre d'ovocytes, mais ils sont extrêmement petits ; ils commencent leur développement. Aucune vitellogenèse ne se manifeste. Le corps adipeux est très mince.

En septembre.

La ponte se poursuit chez quelques femelles. Cependant, le nombre d'œufs dont la taille est supérieure à 2 mm a diminué, c'est le signal de la fin de la période de ponte. Les ovocytes s'accroissent rapidement.

En octobre.

♀ de 110 mm : quelques traces d'ovulation. On remarque un œuf en dégénérescence parmi ceux dont la taille dépasse 2 mm. La phase d'accroissement des ovocytes se poursuit.

♀ de 114 mm. Très nombreux ovocytes en voie de développement : 7 supérieurs à 2 mm, 2 dégénèrent.

Dans le courant de ce mois, on assiste aux transformations suivantes :

— les traces d'ovulation plus rares indiquent la fin de la ponte ;

— les ovocytes s'accroissent beaucoup : la vitellogenèse se poursuit. Le diamètre de certains œufs atteint 2 mm.

— on constate un début de dégénérescence des œufs non pondus.

En novembre.

♀ de 110 mm. Plus de trace d'ovulation ; la vitellogenèse progresse.

La vitellogenèse d'une autre ♀ se termine : 15 œufs d'une dimension supérieure à 2 mm ; d'assez nombreux ovocytes de petite dimension.

A cette époque, le corps adipeux s'élargit et s'épaissit.

L'ovogenèse paraît lente puisque ce n'est qu'en octobre ou novembre que la femelle reconstituera son stock d'œufs pour les pondre au printemps et à l'été suivants. L'ovogenèse débute en mai ; elle se continue en juillet et en août ; elle s'accélère en septembre et octobre.

La vitellogenèse débute tardivement, mais elle se déroule rapidement. A la fin d'octobre ou au début novembre, la réserve d'ovocytes est reconstituée.

La ponte s'échelonne sur un mois au moins, parfois deux. L'Euprocte ne se comporte pas comme d'autres espèces de tritons, chez lesquels la chute du poids et la diminution du volume de l'ovaire est spectaculaire en juillet et août ; chez ceux-ci, la ponte se termine rapidement au printemps et l'ovaire ne renferme par la suite que des auxocytes en voie d'accroissement. Chez l'Euprocte, sur une vingtaine de femelles examinées une semblable évolution ovarienne ne s'est déroulée que chez trois individus.

A l'automne, on assiste à la dégénérescence des œufs non pondus ; mais ce phénomène ne revêt pas l'importance qu'il prend chez l'Euprocte hypogé ; il a été décrit chez les Amphibiens (Dubuisson, 1903) : la phagocytose du vitellus est l'œuvre des cellules folliculaires et des leucocytes.

La ponte d'une femelle d'Euprocte épigé comprend de 15 à 25 œufs.

En février, le diamètre moyen des œufs atteint 2,345 mm. En juillet, consécutivement à la ponte, il tombe à 1,726 mm ; mais comme certaines femelles n'ont pas pondu tous leurs œufs, la moyenne demeure élevée. Même remarque en août et septembre.

Le graphique (fig. n° 26) indique les variations du diamètre moyen : pente descendante en été et ascendante en octobre et novembre.

XIII-3. — ETUDE DU CYCLE DES FEMELLES DE LA RACE HYPOGÉE.

La principale difficulté rencontrée dans l'étude du cycle sexuel de l'Euprocte épigé découlait de l'étalement de la ponte. Le cycle de la forme cavernicole pose d'autres problèmes ; en particulier, le nombre restreint de sujets disponibles.

Il convient de procéder aux examens histologiques en hiver (de février à avril) et en été (de juin à octobre). Pendant ces périodes, nous avons fixé de deux à quatre femelles ; leurs gonades ont été examinées ; nous avons procédé à la mesure et au dénombrement des ovocytes dont la taille était supérieure à 2 mm, dans chacun des deux ovaires.

a) *Variation annuelle de la structure de l'ovaire de la race hypogée.*

En février ; ♀ de 116 mm. Traces d'enveloppes folliculaires en trois endroits de l'ovaire. Trois ovocytes ont un diamètre supérieur à 2 mm ; le diamètre des autres ovocytes est compris entre 0,5 et 1 mm. L'état de ces ovocytes correspond au début de vitellogenèse.

En avril ; ♀ de 119 mm. Quantité normale d'œufs dont le diamètre est supérieur à 2 mm. Quelques ovocytes en dégénérescence et très peu en voie d'accroissement. Deux traces d'ovulation.

En juin ; ♀ de 111 mm. nombre d'œufs supérieurs à 2 mm correspondant à une ponte normale (15). Très peu d'ovocytes en phase d'accroissement.

En août ; ♀ de 113,5 mm. Quantité maximale d'ovocytes supérieure à 2 mm, petit nombre d'ovocytes en voie d'accroissement. Toujours pas de trace d'ovulation.

— ♀ de 129 mm. Ovocytes supérieurs à 2 mm ; d'autres, en voie d'accroissement ; plus nombreux que précédemment ; pas trace d'ovulation.

— ♀ jeune de 102 mm. Quelques ovocytes dont le diamètre est supérieur à 2 mm, les ovocytes en voie d'accroissement sont nombreux.

En octobre ; ♀ de 118 mm : Quelques ovocytes (3) *Dégénérescence massive de tous les ovocytes non pondus.*

Les ovocytes de l'année sont à la phase de croissance et de vitellogenèse.

b) *Dissection de ♀ épigées placées dans l'obscurité depuis 4 ans.*

La dissection nous a permis de reconnaître l'hypertrophie des ovaires qui sont gonflés d'œufs.

♀ de 120 mm : 35 œufs dont le diamètre est égal ou supérieur dans l'un des ovaires ; 36 dans l'autre ovaire. Ces chiffres sont supérieurs au double de la quantité normale.

Chez une autre femelle, en dépit d'une ponte relativement récente, on comptait 14 œufs dans un ovaire et 18 dans l'autre.

Les dimensions linéaires de l'ovaire sont considérables : 29 sur 11 et 23 sur 11 mm.

L'étude macroscopique met en évidence la présence de nombreux œufs dont le diamètre est supérieur à 2 mm. L'ovogenèse se déroule normalement ; cependant, la ponte ne suit pas le même rythme que l'ovogenèse, d'où rétention d'un certain nombre d'œufs. Ces femelles ne renferment donc pas un nombre important d'œufs en état de dégénérescence, comme c'est le cas chez les hypogés en période automnale. Cependant, chez les deux ♀ disséquées nous avons observé quelques œufs dans cet état.

c) *Diamètre des œufs.*

Nous avons opéré de la même manière que pour les épigés ; en établissant la moyenne des diamètres des plus gros ovocytes : tableau XI.

— Diamètre des œufs compris entre 2,4 et 2,6 mm pendant les mois de février à avril.

— De juin à août, la dimension du diamètre des œufs devient plus faible, elle demeure supérieure à 2 mm.

— Les diamètres demeurent les mêmes qu'en octobre, puis augmentent légèrement au printemps.

d) *Remarques.*

Que pouvons-nous déduire de l'examen du cycle sexuel de la femelle vivant dans les grottes ?

A son début, l'ovogenèse semble conserver son rythme estival. En février, avril et juin, on observe très peu d'ovocytes de petite taille. Leur nombre est inférieur à celui de la forme épigée ; leur croissance est presque nulle.

A partir du mois d'août l'accroissement des ovocytes est très lent. La vitellogenèse commence en octobre et se poursuit tout l'hiver ; elle se déroule plus lentement que chez les épigés.

En février, on observe des œufs dont le diamètre est supérieur à 2 mm, et, également, des ovocytes en vitellogenèse dont la taille est comprise entre 1 et 2 mm.

Nous avons remarqué quelques cas d'ovulation en février et avril. Les pontes observées ont été déposées entre avril et juin. Aucune ponte n'a été observée en août et en septembre.

Le caractère le plus remarquable du cycle sexuel de l'Euprocte réside dans la *dégénérescence massive des œufs non pondus en automne.* Il en résulte que les œufs produits par les ovaires sont loin d'être tous utilisés.

On observe, en moyenne, 8-10 œufs en dégénérescence dans chaque ovaire. Cette dégénérescence est fort lente, car nous avons eu l'occasion de voir des œufs en cet état, dans le cours du mois de février.

Chapitre XIV.

Observations relatives aux pontes des sujets placés en élevage.

En suite des résultats décevants obtenus, quant aux pontes des hypogés placés en élevage, il convenait de modifier les facteurs ambiants afin de rendre compte de ces échecs.

XIV-1. — Généralités — *Pontes dans la nature.*

a) Les Euproctes épigés pondent leurs œufs isolément sous les pierres (Ch. IV-1). Chaque femelle adulte pond entre 15 et 25 œufs, par an. La ponte s'étale sur un mois et demi en moyenne, plus rarement sur deux mois.

b) Nous avons relevé la présence d'œufs dans la grotte du Siech aux dates suivantes ; avril 1968 et juin 1969. L'époque à laquelle ont été pondus ces œufs correspond à celle de la ponte des épigés, avec seulement un léger décalage.

Pontes en élevage.

1) Nous avons mentionné précédemment les conditions qui doivent être réalisées pour obtenir la ponte des épigés en élevage. En hiver, il convient d'avoir recours à l'action des hormones pour obtenir des pontes.

Quant aux cavernicoles, placés en élevage dans la grotte de Moulis, ils ne pondent pratiquement jamais (Juillet et août 1966-1969). Nous avons donc été obligés d'avoir recours aux hormones.

Un certain nombre d'individus placés en élevage se sont échappés. Ils se sont reproduits dans le grand bassin de récupération des eaux de la grotte-laboratoire. C'est dans le faible courant d'arrivée d'eau que la reproduction de ces Euproctes a eu lieu (Fig. 27). C'est à cet endroit que, en 1970, nous avons recueilli 17 jeunes larves venant d'éclore. Leur taille indiquait qu'elles provenaient d'une ponte déposée au mois de juillet. D'autres larves échappées provenaient d'une ponte déposée l'année précédente. Enfin, nous avons retrouvé dans le grand bassin deux mâles et deux femelles, ces dernières s'étant certainement reproduites.

Le nombre relativement grand de larves observées dans ces conditions pose plusieurs problèmes :

— Pourquoi les animaux maintenus en captivité ne pondent-ils pratiquement pas ?

— Quelle est la raison pour laquelle les Euproctes ayant recouvré leur liberté se reproduisent-ils dans la grotte, alors qu'ils ne pondent pas dans les aquariums ? Quels sont les facteurs qui ont dé-

clenché la ponte régulière des épigés d'altitude placés dans l'obscurité ?

— Quel est le rôle de la lumière diffusée par un projecteur, fixé au dessus du grand bassin de la grotte-laboratoire et allumé par intermittence, et l'influence qu'elle a pu exercer sur la ponte en dépit de sa faible intensité ?

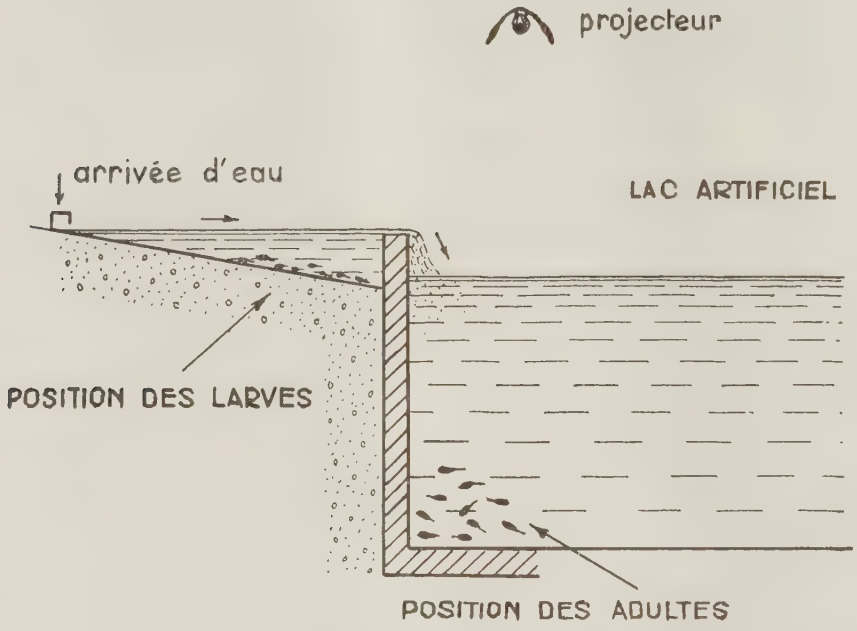


Fig. 27. — Position des larves et des adultes dans le grand bassin.

XIV-2. — Hypogés placés en élevage a la lumière naturelle.

En 1963, deux couples hypogés furent placés en élevage et soumis à l'action de la lumière naturelle. En 1965, un nouveau couple fut placé dans le même aquarium. Ces individus bénéficiaient de l'eau de la grotte, tout en demeurant à la lumière du jour.

Trois ans après, en septembre 1966, deux œufs ont été pondus, qui ne se sont pas développés. En 1968-1969 et 1970, nous avons obtenu des pontes qui ont été recensées dans le tableau ci-dessous (tableau XII).

Quelques conclusions se dégagent de ce tableau ?

Les premières pontes régulières ont été obtenues au cours de la 4e et de la 5e années. En dépit d'une attaque par les saprolégniales qui en détruisit la moitié, les œufs restants donnèrent une dizaine de larves, assez frêles, dont trois moururent. En 1969, nous obtenions également des pontes qui donnèrent naissance à des larves normales. Une autre ponte fut déposée en 1970 (septembre). Il a

donc fallu au moins cinq ans pour que la femelle cavernicole élevée en lumière naturelle donne des œufs normaux, engendrant des larves viables.

TABLEAU XII.

Hypogés à la lumière naturelle.

2 couples placés à la lumière en 1963.
1 couple placé à la lumière en 1965.

Année	Mois	Jours	Nombre d'œufs	Résultats
1966	Juillet		2	Nuls
1968	Juillet	13 20 24	21	Irréguliers Perte : 2/3
	Août	30 5 12	12	»
	Septembre	23 - 8 1 - 9 10 - 10 21 - 10	15	»
1969	Juillet	1 18	12	Normaux 12 larves
	Août	1 7 24	14	Normaux 14 larves

Le cycle de la ♀ a repris normalement en suivant le cycle des épigés : ponte avec nombre d'œufs normal pendant la saison estivale, de juillet à septembre, suivie de l'ovogenèse à l'automne. Les œufs qui devaient être pondus l'année suivante, ont accompli leur vitellogenèse dès septembre-octobre. La ponte semble donc influencée par l'action de la lumière qui détermine chez ces individus, un rythme de vie sexuelle semblable à celui des épigés.

XIV-3. — EPIGÉS PLACÉS A L'OBSCURITÉ.

En décembre 1964, des Euproctes épigés furent installés dans les aquariums de la grotte de Moulis, en eau courante, et à l'obscurité, c'est-à-dire dans les mêmes conditions que les hypogés. Ils provenaient de deux stations d'altitude différente :

— la réserve d'Estibère à 2 328 m d'altitude (1 ♀, 2 ♂) ;

— l'affluent du Garbet dans la région d'Aulus-les-Bains (Ariège) à 1 000 m : 4 ♀, 2 ♂.

Ces expériences ont été entreprises afin d'éprouver l'effet de l'obscurité sur le comportement et la pigmentation de la forme épigée.

En 1966, nous ajoutâmes cinq femelles épigées provenant du vallon d'Estibère. Ainsi, notre expérience portait sur 10 ♀ et 4 ♂.

Nous étions donc en mesure d'éprouver le comportement de femelles d'origines différentes, mais élevées dans le même milieu. Nous pouvons rendre compte des résultats de cette expérience de la façon suivante (tableau XIII).

TABLEAU XIII.

Epigés dans l'obscurité.

Date de mise à l'obscurité	Année de ponte	Mois	Estibère 1964	Nombre d'œufs								
				Aulus 1965				Estibère 1966				
				1	2	3	4	1	2	3	4	5
1964	1966		12									
1965	1967	Mars Avril Mai Juin	20	4	17	21	16					
1966	1968	Fév. Mars Déc.	20		4 4		10	10		11		
	1969	Fév. Août Oct. Déc.	13			2		25	4 7	17	5	
	1970	Janv. Fév. Juin Juil. Oct.	23		3			23	23	24	10	6

Dans l'obscurité, les femelles épigées ont donné des pontes. Celles provenant d'Aulus, en ont donné qui se sont arrêtées au terme de la troisième année, tandis que les femelles capturées à l'Estibère, en haute altitude, ont pondu régulièrement.

Les femelles installées dans la grotte de Moulis en 1964 sont restées 7 ans dans l'obscurité et celles de 1966, 5 ans.

Les pontes se succèdent régulièrement. Entre chacune d'elles, s'intercale une période de l'ordre de 8 à 9 mois (un an pour le cycle épigé). Le milieu expérimental diffère du biotope naturel par l'absence du repos hivernal. La permanence d'une eau à température constante influe donc sur la ponte.

On ne constate pas de diminution sensible du nombre d'œufs chez les épigés de haute altitude (2500 m) maintenus dans la grotte-laboratoire alors que les individus provenant d'altitude moyenne

(1000 m) présentent une diminution très nette de la fécondité. L'obscurité joue donc pour ces derniers un rôle important sur celle-ci.

Les individus de haute altitude placés en expérience pondent à n'importe quelle époque de l'année. Ainsi, en 1970, nous avons obtenu des pontes depuis janvier jusqu'en octobre. On peut tenir ce résultat comme une conséquence du changement de milieu, la température uniforme étant un facteur favorable à la reproduction, tandis que dans ce cas l'influence de la lumière paraît nulle.

Conclusion.

En élevage, l'Euprocte épigé ne se reproduit que si des conditions strictes sont remplies ; son cycle est soumis à l'influence de la lumière.

Placé dans les mêmes conditions, l'hypogé ne pond pratiquement pas, en milieu obscur.

Nos expériences portant sur des hypogés élevés à la lumière, et des épigés dans l'obscurité, nous conduisent à conclure que, dans leur milieu naturel, la grotte de Saurat, une femelle doit pondre un nombre d'œufs très réduit : 2, 3 ou 4 par an.

Subissant le froid hivernal en montagne, l'épigé possède, dans les grands écarts de température, un stimulant sur l'activité reproductrice, stimulant dont est dépourvu l'hypogé vivant dans un milieu à peu près constant.

Le nombre d'œufs composant une ponte étant très réduit, on peut se demander comment la colonie de la grotte de Saurat peut se maintenir dans la grotte ? Elle doit certainement sa survie :

— à l'absence de prédateurs détériorant les œufs ou détruisant les animaux ;

— à son existence dans un ruisseau propre, net, dépourvu de vase ;

— à la nourriture peu abondante, mais suffisante, qui permet aux jeunes larves de subsister ;

— à la température clémente de l'eau en hiver.

Ces conditions assurent la survie de cette population et l'accroissement de sa longévité.

Chapitre XV.

Conclusions relatives à l'étude de la troisième partie.

Le cycle sexuel d'*Euproctus asper* est annuel.

Le cycle épigé comprend les phases suivantes :

1. — *Une phase de reproduction.*

a) Les mâles. — On distingue deux périodes principales dans la libération des spermatozoïdes de l'année précédente : la première succède à l'hibernation ; elle libère la plus grande partie des spermatozoïdes ; la deuxième s'effectue à l'automne ; elle assure l'élimination des spermatozoïdes restants.

b) Les femelles. — La phase de reproduction comprend : l'ovulation ; puis le passage des œufs dans les oviductes où ils s'entourent de différentes enveloppes. Ils sont pondus isolément. Cette phase s'étend de mai à septembre.

La durée de la période de reproduction varie suivant les sexes elle se poursuit tout l'été pour les femelles tandis que, chez le mâle, elle se divise en deux périodes bien séparées. Contrairement à beaucoup de Batraciens, par exemple *Rana temporaria* chez les Anoures, Gallien 1940, *Triturus viridescens* chez les Urodèles, Adams 1940 où la phase d'activité génitale succède à la phase de reproduction, on observe chez l'Euprocte, un chevauchement des deux phases ; toutes les deux se déroulent simultanément.

2. — *Une phase d'activité génitale,* qui correspond à la période de vie active des Euproctes.

a) Les mâles. — La spermatogenèse s'effectue de juin à septembre. Les testicules passent par tous les stades de la spermatogenèse et atteignent leurs dimensions maximales en juillet-août, époque pendant laquelle la dimension des ovaires atteint son minimum. En septembre, les spermatozoïdes abondent dans les cystes ; ils sont groupés en faisceaux isogéniques, les têtes enfoncées dans les cellules de Sertoli qui tapissent les cystes.

Au terme de la période génitale, on assiste à la dégénérescence des produits sexuels non utilisés : spermatozoïdes, spermatides, spermatocytes II. Chez beaucoup d'espèces, l'élimination de ces produits a lieu aussitôt après la ponte printanière. Chez l'Euprocte, il faut attendre la fin du mois de septembre, pour que débute cette phase de dégénérescence.

b) Les femelles. — Au mois de mai-juin, les ovocytes sont peu nombreux, et de taille réduite. Leur croissance débute en août. La vitellogenèse commence plus tard ; elle est rapide. L'involution des

ovocytes mûrs non expulsés intéresse seulement un ou deux d'entre eux (les autres ont été expulsés) ; ils formeront les corps atrétiques.

3. — *Une phase statique.*

Pour les mâles comme pour les femelles la phase statique correspond à l'époque hivernale. Les structures et les dimensions de la gonade et du tractus génital demeureront inchangées jusqu'à l'accouplement qui a lieu en mai.

La comparaison entre le comportement des épigés et celui des hypogés, prouve que la vie cavernicole exerce une influence certaine sur le cycle sexuel, particulièrement sur celui de la femelle.

a) Les mâles. — La maturation des testicules a lieu pendant l'été, exactement comme pour les épigés.

Par contre, l'émission de spermatozoïdes se poursuit tout au long de l'année. La dégénérescence des produits sexuels non utilisés (spermatocytes II, se poursuit tout l'hiver ; elle est très lente, alors qu'elle est très rapide chez l'épigé chez lequel elle s'achève avant l'hiver.

b) Les femelles. — La croissance des ovocytes débute à la même époque que celle des épigés, mais la phase de vitellogenèse se déroule beaucoup plus lentement et se poursuit jusqu'en hiver.

L'ovulation est très ralentie ; on n'observe qu'un ou deux témoins d'ovulation dans chaque ovaire. L'ovulation commence au début du printemps (février-avril), c'est-à-dire en avance sur celle des épigés.

La dégénérescence des ovocytes non pondus débute massivement vers l'automne ; elle se poursuit plus lentement pendant tout l'hiver.

QUATRIÈME PARTIE.

ÉVOLUTION CYTOLOGIQUE ET VOLUMÉTRIQUE DE L'HYPOPHYSE DISTALE AU COURS DU CYCLE ANNUEL.

Chapitre XVI.

L'hypophyse distale et les cellules gonadotropes.

L'étude que nous avons consacrée à l'hypophyse distale se limite volontairement à l'observation des cellules de la glande et au relevé des dimensions et du volume de celle-ci.

A notre connaissance, il n'existe aucun travail consacré à l'hypophyse de l'Euprocte.

Après une description sommaire de la glande, nous examinerons les différentes catégories cellulaires que l'on peut reconnaître dans l'hypophyse distale et nous établirons une comparaison avec les cellules hypophysaires des Tritons. Nous décrirons aussi le cycle annuel de l'hypophyse distale.

XVI-1. — Description sommaire de la glande (fig. n° 29).

Placée dans une légère dépression de l'os parasphénoïde, au-dessous des thalami, l'hypophyse apparaît comme une petite masse ovoïde entourée comme l'encéphale, d'une enveloppe méningée.

Elle se compose de trois lobes :

a) la *partie nerveuse* ou *Pars nervosa* prend place en dessous du plancher de l'infundibulum, laissant un espace entre elle et la partie glandulaire. Plus épaisse vers l'arrière, elle tend à se rapprocher peu à peu de la *pars distalis* dont elle n'est séparée que par une fente assez mince.

b) la *pars intermedia*, de petite dimension, est constituée par une seule rangée de cellules, ou, dans la partie élargie correspondant aux parois latérales de la glande, à quelques couches cellulaires.

c) la *pars distalis*, lenticulée, représente le lobe le plus volumineux et le plus long de la glande (tableau XX).

Du côté ventral, ce lobe recouvre presque entièrement la *pars nervosa* et la *pars intermedia*.

XVI-2. — Etude cytologique de « la pars distalis ».

La bibliographie relative à l'hypophyse est énorme ; il ne saurait être question de la résumer ici, même brièvement. Bornons-nous à signaler la thèse de Razet (1960), qui résume tout ce qui a été dit à ce sujet jusqu'en 1960. En ce qui concerne les Batraciens, J. Doerr-Schott (1968) a publié un résumé clair et concis.

Un bref historique nous servira d'introduction.

a) Première période antérieure aux techniques histochimiques, 1930-1950 pendant laquelle on découvrit les trois types cellulaires constitutifs de la glande ;

b) Seconde période au cours de laquelle on fit appel aux méthodes cytologiques et histochimiques permettant de distinguer les différentes catégories cellulaires de l'hypophyse des Batraciens ;

c) Troisième période qui a permis de relier les aspects cytologiques et les manifestations physiologiques.

Tous les problèmes posés par le fonctionnement hypophysaire ne sont pas encore résolus. Cependant, le rôle de la cellule gonadotrope est bien établi et ceci suffit pour la présente étude. Par contre, l'accord entre les cytologistes sur l'identification des différents types cellulaires responsables des hormones corticotrope, thyréotrope et lactotrope, est loin d'être réalisé. Au temps présent, la microscopie électronique donne un nouvel essor à ces recherches en permettant de reconnaitre plus nettement les différents types cellulaires et

Tableau XIV.

*Réactions tinctoriales des cellules de l'hypophyse distale d'*Euproctus asper.

Nature des cellules	Types cellulaires	Localisation	Tétrachrome d'Herlant	Bleu alcian (pH 0,2) PAS	A. F. (Gabe) avec oxyd.	A. F. (Gabe) sans oxyd.
Cellules à granulations protidiques (acidophiles)	Type 1	zone centro-postérieure	rouge orangé	orange	—	—
	Type 2	zone latéro-dorsale	rose	orange	—	—
Cellules à granulations glyco-protidiques (basophiles)	Type 1	antérieure et centrale	bleu + globules orange	bleu + globules rouges	+	—
	Type 2	rostro-ventrale	bleu violet	violet mauve	+	+
	Type 3	postérieure	bleu vif	bleu nuit	+	—

d'analyser avec précision l'état d'activité fonctionnelle des cellules glandulaires.

Les procédés histochimiques permettent de distinguer les cellules gonadotropes des autres constituants de l'hypophyse (Tableau XIV). La mesure de leurs dimensions et leurs variations de taille, au cours du cycle annuel, ont permis de rendre compte de leur fonctionnement.

Identification des cellules hypophysaires.

Choix d'une terminologie.

Les travaux effectués sur les Amphibiens ne permettent pas d'établir encore avec certitude la fonction hormonale de chaque type cellulaire. Une nomenclature fondée sur leur rôle fonctionnel ne peut donc être adoptée, alors qu'elle est aujourd'hui solidement établie pour les Vertébrés supérieurs. Nous désignerons donc les cellules hypophysaires d'après leurs caractères morphologiques et histochimiques.

Herlant (1960) reconnaît deux groupes importants de cellules caractérisées par la constitution chimique des hormones élaborées :

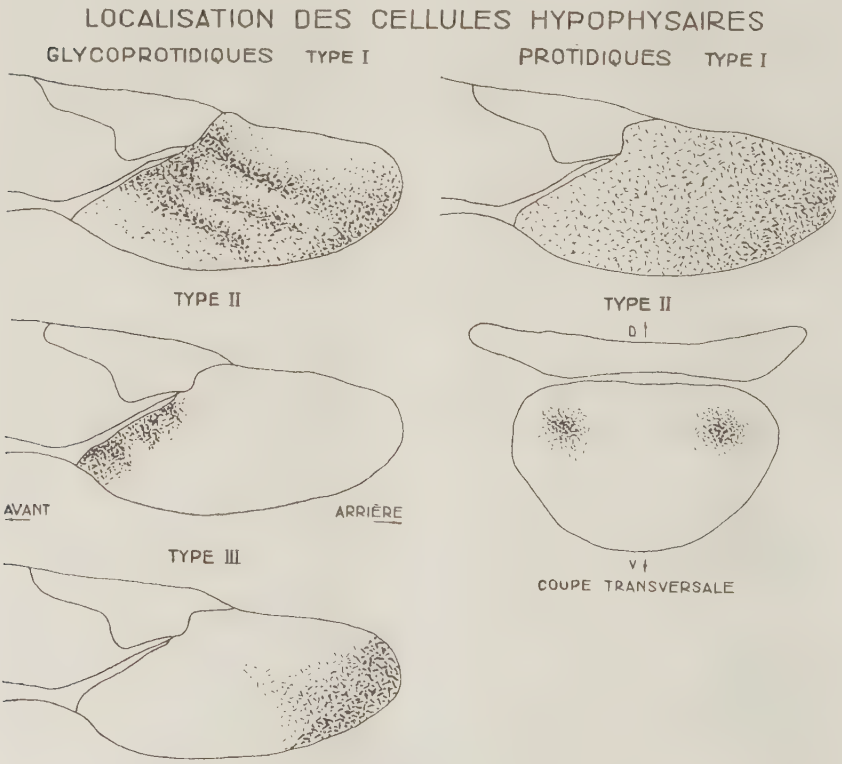


Fig. 28. — Localisation des cellules hypophysaires : schémas.

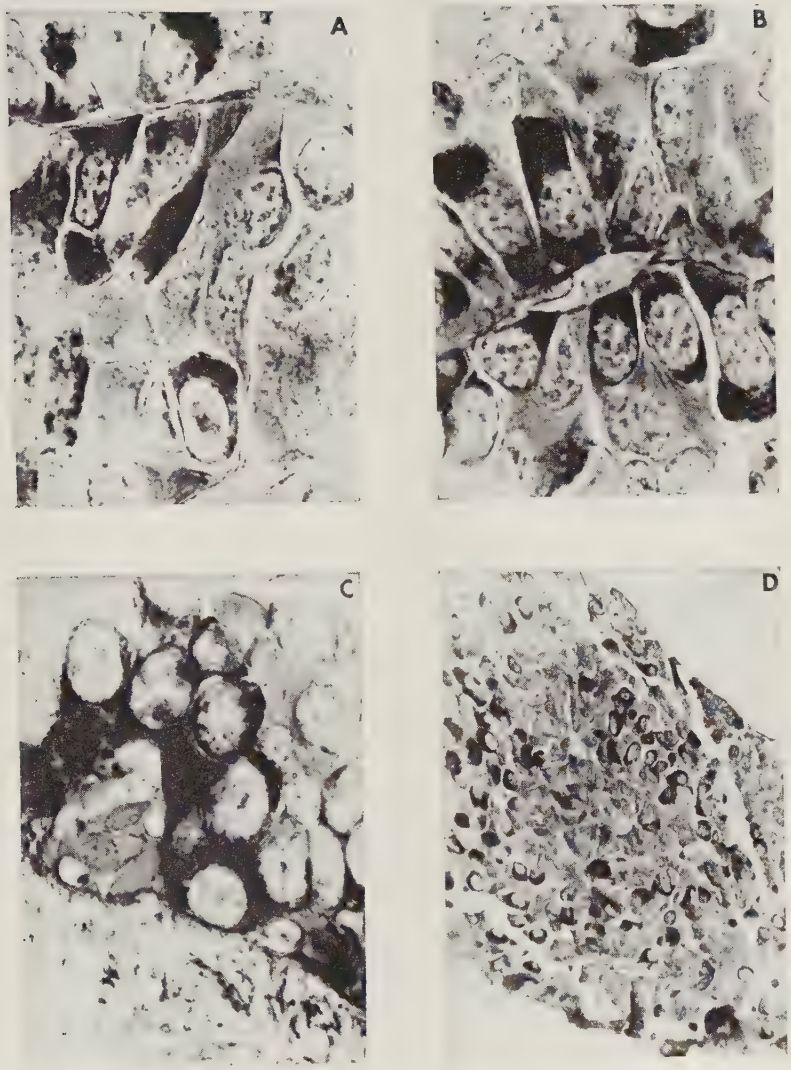


PLANCHE VIII.

Catégories cellulaires de la préhypophyse.

A — En gris : cellules protidiques de type I en forme d'outre. (× 700).
B — Cellules glycoprotidiques de type I ou gonadotrope en noir.
C — Cellules glycoprotidiques de type II, en noir, autour du capillaire. Noyau à contours réguliers.
D — Cellules protidiques de type II, groupées à la partie latérale.

d'une part, les cellules à protéines simples ou protidiques, acidophiles, et d'autre part, les cellules à mucoprotéines ou glycoprotidiques, basophiles.

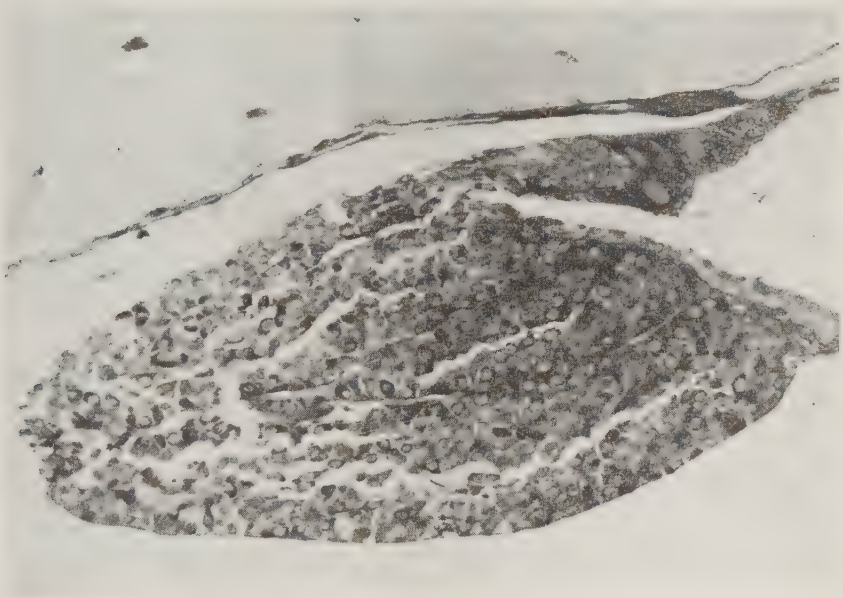
A. *Cellules à granulations protidiques acidophiles.*

On reconnait deux catégories de cellules à granulations se colorant différemment par le Tétrachrome de Herlant, c'est le seul colorant qui permet d'établir cette distinction. Certaines cellules présentent une affinité spécifique pour l'orangé G et une autre catégorie pour l'érythrosine.

Chez l'Euprocte, ces deux catégories cellulaires se distinguent également par leur taille et leur distribution topographique.

a) Cellules protidiques de type I dites cellules α.

Ce sont des éléments de très grande taille de forme ovalaire, présentant fréquemment des prolongements cytoplasmiques en di-



AR AV

Fig. 29. — Localisation de la cellule gonadotrope (en noir) ; vue d'ensemble de la préhypophyse.

rection des capillaires. Ces éléments mesurent, en général, 20 à 25 μ en longueur et 12 à 15 μ en largeur. Ces cellules se colorent intensément par l'orange G et moins vivement par l'érythrosine ; ce critère permet de les identifier aisément. Elles sont répandues, de façon dispersée dans la glande, avec une densité d'autant plus grande qu'elles sont proches de la région postérieure (Fig. n° 28). Elles ren-

ferment un noyau assez volumineux et des granulations de grande taille. Les physiologistes accordent, pour la plupart, la fonction somatotrope à ce type cellulaire. Le grand développement de ces cellules chez l'individu juvénile et leur persistance à l'état adulte nous conduit à formuler une conclusion semblable.

Van Oordt (1963 - 1966) a démontré l'existence, chez la grenouille, d'une relation entre la croissance larvaire et les modifications cytologiques des cellules. Lorsque l'Euprocte approche de la taille adulte, le nombre des éléments α diminue.

b) Cellules protidiques de type II.

On identifie des cellules en ayant recours à la même coloration que précédemment, c'est-à-dire au tétrachrome de Herlant. Ces cellules sont de petites dimensions (11 à 12 μ) et de forme polyédrique ; elles sont situées dans la partie latérodorsale de la glande (Fig. n° 28).

Le cytoplasme de ces cellules renferme de fines granulations mais elles sont bien moins nombreuses que dans les cellules de type I. Quel est le rôle de ces cellules ? Ces éléments ne varient pas au cours du cycle sexuel. Van Oordt (1963) signale leur présence chez les Batraciens à vie aquatique prédominante, tandis qu'elles semblent faire défaut chez les autres.

B. — *Cellules à granulations glycoprotidiques, basophiles.*

Elles comprennent trois types cellulaires:

a) Cellules glycoprotidiques de type I (Planche VIII B) dites cellules β.

On les distingue facilement car elles sont volumineuses, au moins à certaines époques de l'année ; elles mesurent entre 25 et 30 μ.

Elles contiennent deux types de granulations :

— des granulations acidophiles reconnaissables à leurs grandes dimensions et à leur teinte rouge après coloration, au P.A.S. Bleu Alcian.

— des granulations basophiles, très fines prenant une teinte bleue par la même méthode de coloration. La proportion des deux types de granulations varie d'une cellule à l'autre. Les cellules riches en grains acidophiles prennent une couleur rouge tandis que dans celles qui renferment des grains fins, basophiles, c'est le bleu ou le violet qui domine. Lorsque le rouge l'emporte, la distinction avec une cellule de type II est parfois difficile.

Dans ces cellules qui sont le plus souvent situées près d'un capillaire, les granulations bleues se groupent du côté du capillaire tandis que les rouges (globules acidophiles) occupent une position excentrique, de l'autre côté du noyau (Planche XIV A, B).

A certaines saisons, ces cellules sont dispersées dans la totalité de la glande. Les caractéristiques histochimiques de cette catégorie cellulaire sont les suivantes : le P.A.S. bleu Alcian les colore en bleu violet, la fuchsine paraldéhyde en violet intense.

Les chercheurs s'accordent tous pour attribuer à ces cellules la fonction gonadotrope, stimulatrice de la fonction spermatogénétique. Les variations cycliques de l'hypophyse, observées chez différentes espèces étudiées, ont mis en évidence les importantes modifications que l'on relève au cours du cycle sexuel. Nous décrirons ces transformations chez l'Euprocte.

TABLEAU XV.

Moyenne des dimensions de la cellule gonadotrope.

Mois	Mâle				Femelle			
	Cellule		Noyau		Cellule		Noyau	
	L	l	L	l	L	l	L	l
				Epigés				
Février	24,5	11,75	15,25	10,5	22,5	12,25	11,5	8,7
Mai					21,5	12	11,6	8,5
Juillet	18	11,25	10,5	10,5	11	8	8	6
Août	17,1	10,8	11	8	12,8	9,75	8,9	6,7
Septembre	24,5	12,7	15	10				
Octobre	18,46	12,6	12,3	10,3	18	10,4	11,2	8,8
				Hypogés				
Janvier	20,6	13,6	11,5	10				
Février	21,5	14,3	12,4	11,3	20	13,1	13,7	11
Avril					17,2	10,8	11,5	7,9
Juin					19,6	12,8		
Août	21,2	13	11,5	9,75	20	13,2		
Octobre	20	14,6	13	10	18,1	12,35		

b) Cellules glycoprotidiques de type II dites cellules γ (Planche VIII C).

Elles occupent une position rostrale, dans la partie centrale et ventrale de la glande. Elles apparaissent groupées autour des vaisseaux, serrées les unes contre les autres, rejoignant mêmes les capillaires constituant la limite entre la *pars distalis* et *l'hypothalamus*.

Ces cellules, de taille moyenne, d'aspect rectangulaire, possèdent un noyau assez volumineux, à *contours réguliers*, contrairement à celui du type I. Ces cellules se colorent par la fuchsine paraldéhyde, sans oxydation permanganique préalable. Au tétrachrome, elles

prennent une teinte tirant sur le bleu foncé, légèrement violet. Leurs fines granulations ne sont pas décelables au microscope photonique.

Leur rôle est très controversé. D'après des travaux récents, fondés sur l'expérimentation (Doerr-Schott 1970) et sur des observations en microscopie électronique, on pourrait peut-être leur attribuer une fonction thyréotrope.

c) Cellules glycoprotidiques de type III, dites cellules δ.

Dans la zone moyenne et surtout dans la région postérieure de la glande, on aperçoit de petites cellules 10 à 12 µ, pratiquement privées de cytoplasme ; Elles possèdent un noyau qui remplit toute la cellule. Mazzi et col. (1966) les signale comme possédant un cytoplasme ténu ; il leur attribue une fonction thyréotrope.

A vrai dire, les opinions exprimées sur les fonctions des hormones secrétées par les cellules de l'hypophyse, spécialement des basophiles du type II et III, ne s'accordent guère entre elles.

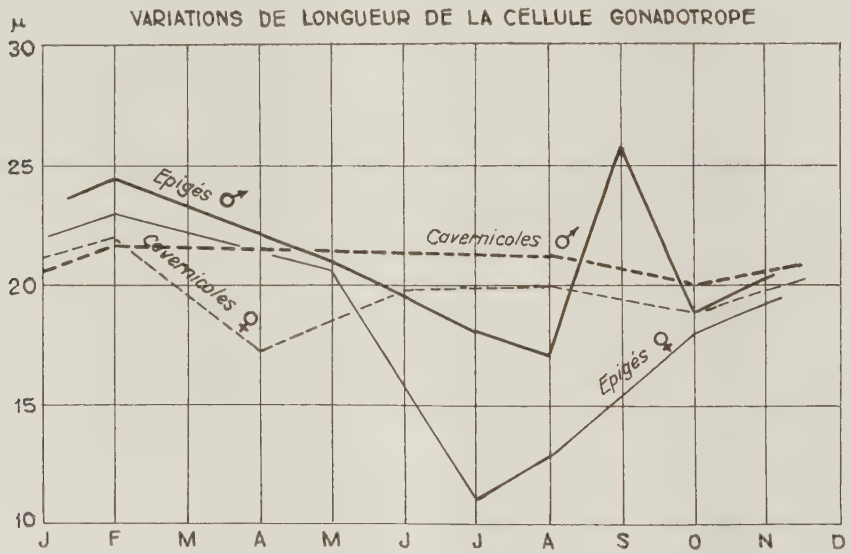


Fig. 30. — Variations de longueur de la cellule gonadotrope.

Sans prendre fermement position, faute d'expériences concluantes, nous proposons quelques opinions découlant de l'examen des coupes histologiques.

— Chez la larve, les cellules δ auxquelles on attribue généralement une fonction thyréotrope, présentent comme l'indique Mazzi, un aspect analogue à celles du type III, c'est-à-dire un cytoplasme ténu et un gros noyau. A l'époque de la métamorphose, le cytoplasme apparaît bien plus nettement (il se colore en bleu sombre par le bleu alcian) en raison de l'activité plus grande des cellules. Ces cellules deviennent de moins en moins visibles au fur et à mesure de la croissance, après la métamorphose.

— Chez les hypogés de 80 à 85 mm, non encore métamorphosés, ces cellules possèdent un cytoplasme bien apparent.

Nous avons dit (ch. IX 5) que ces cellules se différencient les premières, au cours de l'évolution larvaire. Les cellules de type II n'apparaissent qu'au moment de la métamorphose, pendant laquelle elles acquièrent des dimensions importantes.

XVI-3. — La cellule gonadotrope et ses variations au cours du cycle annuel (Planches IX à XIII).

Cette cellule est grande et sa forme demeure constante. Elle présente parfois un contour pentagonal.

Le noyau a une configuration irrégulière. Les dimensions cellulaires varient de l'avant (25 µ) à l'arrière où elles n'atteignent qu'une longueur de 12 à 13 µ et une largeur de 8 à 9 µ ; cependant, on observe aussi des variations saisonnières de la taille.

A — *Epigés.*

a) *Epigé mâle.*

En hiver. Le cytoplasme de la cellule gonadotrope renferme les deux types de grains de sécrétion signalés précédemment : les globules acidophiles sont très volumineux (7 - 9 µ) et les granulations sont fines. Ces grains correspondent à l'accumulation d'hormone (Brown et Ulvedal 1960).

On note en hiver, la prépondérance du phénomène de stockage par rapport à la fonction d'excrétion. Pour Doerr-Schott (1968), cette période correspond au repos sexuel.

Au printemps.

En mai, on assiste à la disparition des produits de stockage ; c'est une véritable vidange et le cytoplasme présente de nombreuses vacuoles (Planche XIV D).

A cette saison, le testicule libère une partie importante du stock de spermatozoïdes constitué pendant l'hiver, et provenant de l'année précédente (Planche IX).

En été.

La grandeur de la cellule gonadotrope diminue. Alors que pendant la période de dépôt, elle atteignait en moyenne 22 à 25 µ avec des maxima de 30 et 35 µ, en été, la cellule ne mesure plus que 17 à 18 µ de longueur, pour une largeur de 11 µ. Les dimensions minimales sont atteintes en août.

Mêmes constatations pour le noyau : alors qu'en février, les dimensions de celui-ci étaient comprises entre 15,2 et 10,5 µ, elles se réduisent par la suite et ne mesurent, en août, que 10 × 8 µ. Ces cellules sont involuées, le besoin en hormone F.S.H. étant moins important. C'est en effet, l'époque de l'intense activité spermatogénétique (Planche X).

A l'automne. En septembre, la taille de quelques cellules gonadotropes atteint 28 à 30 µ. Ces cellules renferment de nombreuses granulations ; la présence de vacuoles annonce une activité sécrétrice. Dans le même mois, on constate une seconde libération importante de spermatozoïdes consécutive à la stimulation de l'hormone gonadotrope. En octobre et novembre, les cellules, dans leur ensemble, recommencent à élaborer des grains de sécrétion (Planche XI).

En résumé, les cellules glycoprotidiques de type I ou gonadotropes, sont les seules qui révèlent les différentes phases de l'activité sécrétrice au cours de l'année. Les grains de sécrétion occupent en hiver une grande partie du cytoplasme. Cet état dure jusqu'en mai, c'est le moment où commence la vidange de la plupart des éléments cellulaires. Après une recrudescence d'activité d'un certain nombre de cellules, au cours du mois de septembre, les cellules glycoprotidiques entrent à nouveau en activité au cours de l'automne.

b) *Epigé femelle.*

En février, les cellules gonadotropes se présentent comme des éléments de grande taille : elles sont gonflées de produits de sécrétion. Cependant, leurs dimensions (en moyenne 22 à 25 µ de longueur et 12,2 µ de largeur) n'atteignent pas celles des mâles. Le noyau mesure 11 sur 5 à 8,7 µ. Les cellules perdent massivement leurs granules, en mai et juin ; puis elles régressent considérablement en juillet et août. Elles acquièrent leurs dimensions minimales qui sont de 11 µ pour la longueur et de 8 µ pour la largeur. Le noyau, aux contours irréguliers, devient très petit : 8 sur 6 µ. Ces cellules restent dans cet état d'involution jusqu'en septembre (Planche X, D).

Cette diminution de moitié des dimensions de la cellule se répercute sur le volume total de la glande.

A l'automne, on observe une réapparition des granulations. En dehors des nombreuses granulations bleues basophiles, l'accumulation des globules acidophiles débute. Ces globules, de taille moyenne sont encore peu nombreux. A ce moment, la cellule mesure 18 sur 10,5 µ. Les dimensions maximales seront atteintes, plus tard, au début de l'hiver, les granulations persisteront jusqu'en mai.

c) *Remarques.*

Le cycle hormonal de la cellule gonadotrope du mâle présente des analogies certaines avec celui de la femelle. Le dépôt des produits de sécrétion a lieu pendant l'automne et l'hiver lorsque les dimensions cellulaires atteignent leur maximum. Au printemps, au moment de la ponte et de l'évacuation des spermatozoïdes, les cellules se dégranulent, massivement chez les femelles, plus progressivement chez les mâles.

En septembre, se produit, une regranulation de certaines cellules de la glande mâle en relation avec l'importante émission automnale de spermatozoïdes.

Les dimensions de la cellule gonadotrope du mâle sont supérieures à celles de la femelle, à toutes les époques de l'année.

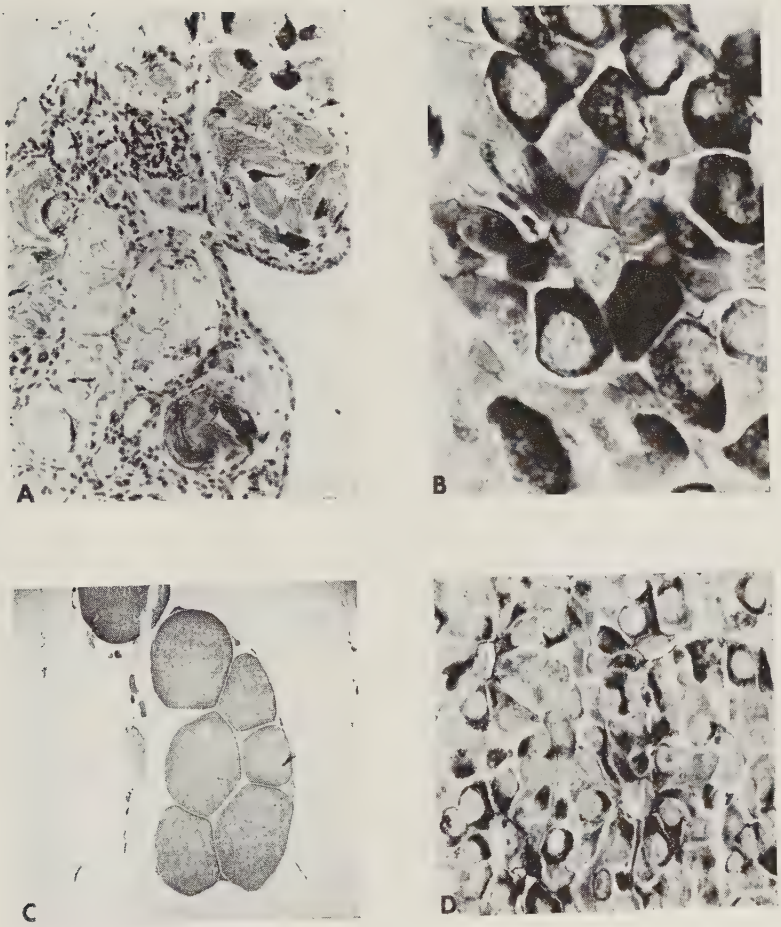


PLANCHE IX.

Cycle sexuel épigé : Fin du printemps.

Mâle
A — Evacuation des spermatozoïdes.
B — Activité et vacuolisation des cellules gonadotropes (× 600).

Femelle
C — Ovocytes prêts à la ponte (× 5).
D — Cellules gonadotropes en activité (× 250).

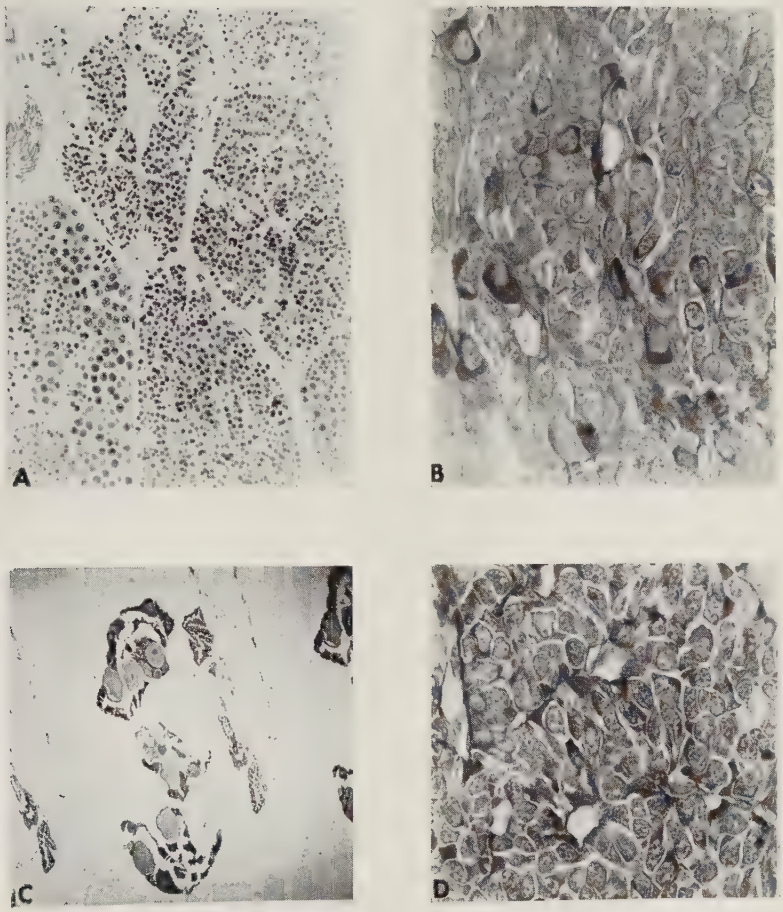
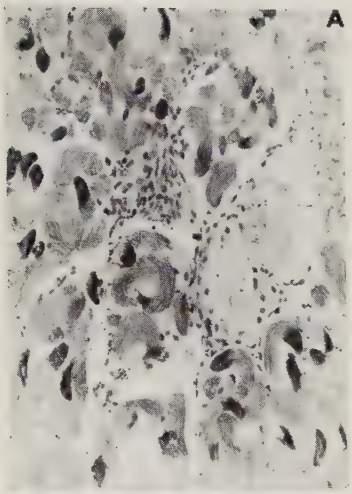


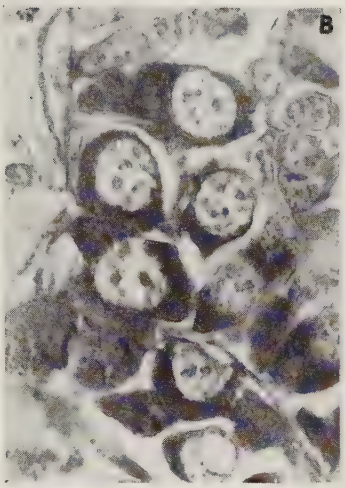
PLANCHE X.

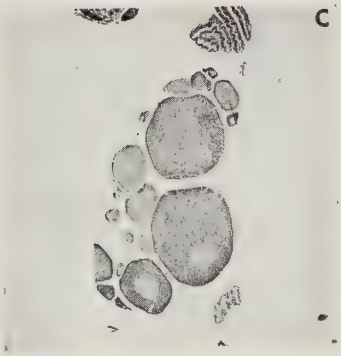
Cycle sexuel épigé : Eté.

Mâle A — Spermatogenèse.
B — Cellules gonadotropes de taille minimale ; peu de cytoplasme ; quelques unes conservent une grande taille (évacuation de septembre) (× 250).

Femelle C — Ovaire avec ponte achevée ; oocytes et petits ovocytes en voie d'accroissement.
D — Cellules gonadotropes involuées, au repos (× 250).







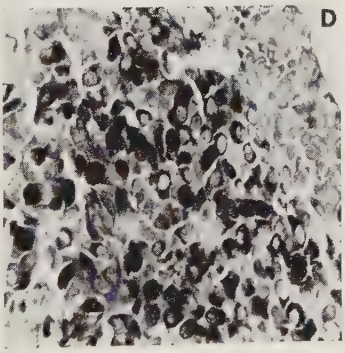


PLANCHE XI.

Cycle sexuel épigé : Automne.

Mâle A — Formation des spermatozoïdes.
B — Formation des grains de secrétion et des globules dans la cellule gonadotrope.

Femelle C — Ovocytes en accroissement-début de vitellogenèse (× 5).
D — Accroissement de la taille de la cellule. Stockage des grains de secrétion.

B. — *Hypogés.*

Il a déjà été dit que le cycle sexuel des hypogés présente quelques modifications, par rapport à celui de l'épigé, en raison du maintien de l'Euprocte dans le milieu aquatique, de l'émission continue de spermatozoïdes, et enfin de la vie dans l'obscurité et du ralentissement de la ponte. Il est bien connu que chez les Vertébrés supérieurs, l'intensité lumineuse agit sur l'ovulation. L'absence du facteur lumière doit certainement avoir une influence sur la constitution et le rôle des cellules gonadotropes ; c'est la question que maintenant nous devons nous poser.

a) *Hypogé mâle.*

En janvier et février, la cellule est d'assez grande taille. Elle mesure en moyenne 20 à 25 μ. Contrairement à celle des épigés, elle n'accuse aucune diminution de mai à juillet. Elle conserve ses dimensions et aussi ses granulations, pendant les mois d'août à octobre. Les grains de sécrétion demeurent toujours visibles. On doit en déduire que l'élaboration des produits de sécrétion est permanente puisque l'émission des spermatozoïdes l'est.

La glande ne passe pas par une phase de repos comme celle des épigés mâles chez lesquels on observe une stagnation du mois de juin au mois d'août.

b) *Hypogé femelle.*

Les conditions sont sensiblement identiques à celles que nous avons décrites chez le mâle. Cependant, la taille des cellules diminue en avril, époque correspondant à la ponte des hypogés. La réduction de taille est beaucoup plus faible que chez les épigés. On constate, encore à cette époque, la présence de produits de sécrétion. La cellule gonadotrope femelle est, comme celle du mâle, de grande dimension. Elle possède des grains de sécrétion mais, par contre, rarement des vacuoles indiquant l'évacuation des produits stockés. Les produits sont élaborés et mis en dépôt, mais ne subissent pas la vidange habituelle.

XVI-4. — Conclusion de l'étude sur la cellule gonadotrope.

Les cellules gonadotropes cellules glycoprotidiques de type I qui sont très nombreuses dans l'hypophyse distale adulte, sont reconnaissables en raison de :

— leur coloration ;
— leur taille et leur forme ;
— leurs différents types de grains de sécrétion.

Leurs dimensions varient dans le sens antéro-postérieur de 25 μ à 12 μ. Elles varient également suivant les époques de l'année. Chez les épigés, elles accumulent, en automne et au début de l'hiver, les grains de sécrétion, augmentant ainsi leurs dimensions. Au moment de la ponte, ou de l'expulsion des spermatozoïdes, on constate une dégranulation des cellules et l'apparition de vacuoles.

On assiste ensuite à une involution de la cellule. Elle ne mesure plus que 11-12 µ au lieu de 22 µ (chez la femelle). Ce stade de repos correspond à la période d'ovogenèse et de spermatogenèse. La reprise d'activité se traduit par l'élaboration de nombreux grains de sécrétion qui envahissent la cellule lorsque la gonade devient sexuellement mûre et entre dans la période de repos hivernal.

Chez les hypogés, la phase d'involution, de repos, de la cellule pendant la période estivale est pour ainsi dire inexistante. La cellule gonadotrope mâle est remplie de nombreux grains de sécrétion pendant toute l'année, que ce soit en décembre, en février ou en août, et conserve les mêmes dimensions. La cellule élabore, stocke et sécrète de manière continue. Son activité ne se ralentit ni en hiver ni en été. L'émission de spermatozoïdes est continue. Au mois d'avril, à l'époque de la ponte, les cellules gonadotropes des femelles hypogées prennent des dimensions plus modestes (17 - 18 µ). Quelques vacuoles apparaissent indiquant un fonctionnement limité. Les cellules mesurent alors 17 µ alors qu'en période d'involution la cellule des épigés est réduite à 11 - 12 µ. L'hormone n'étant pas émise en quantité suffisante, la ponte ne peut s'effectuer normalement, mais seulement sporadiquement.

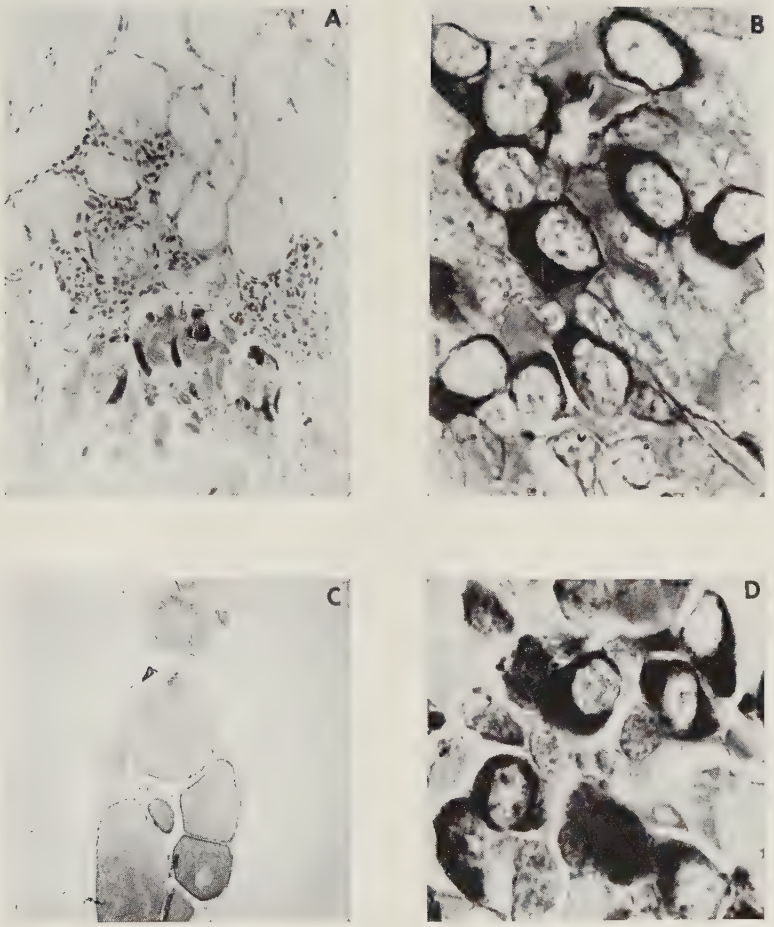
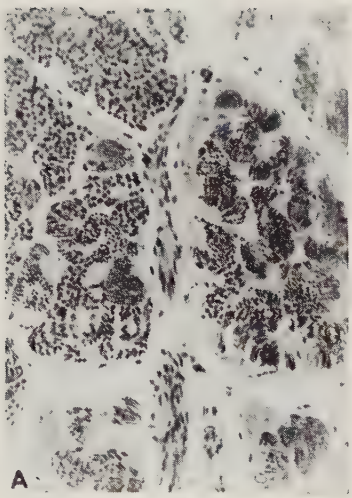


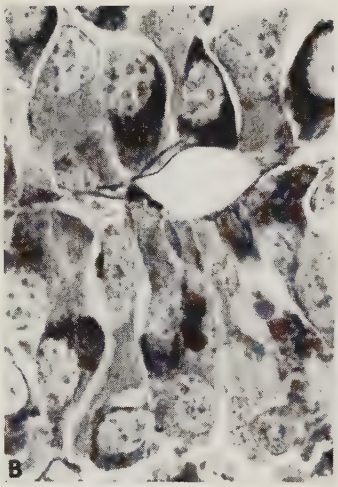
PLANCHE XII.

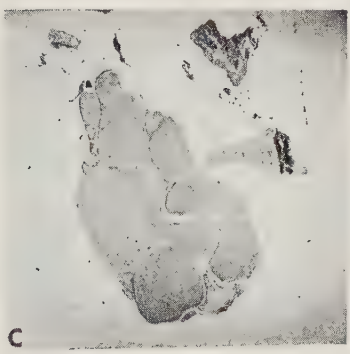
Cycle sexuel hypogé : février.

Mâle A — Evacuation des spermatozoïdes.
B — Cellules gonadotropes de grande taille avec nombreux grains de sécrétion.

Femelle C — Ovocytes prêts à la ponte ; en haut, ovocyte en dégénérescence ; trace de ponte (× 5).
D — Cellules avec grains de sécrétion en stockage.







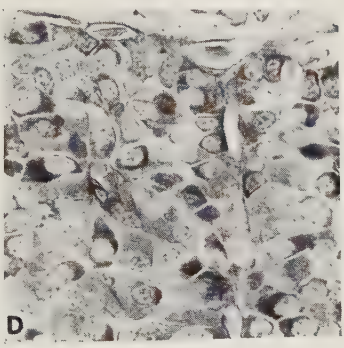


PLANCHE XIII.

Cycle sexuel hypogé : début de l'automne.

Mâle A — Fin de spermatogenèse.
B — Cellules gonadotropes toujours de taille maximale (× 600).

Femelle C — Ovocytes en vitellogenèse ; dégénérescence des ovocytes non pondus.
D — Cellules gonadotropes : taille plus petite que les mâles.

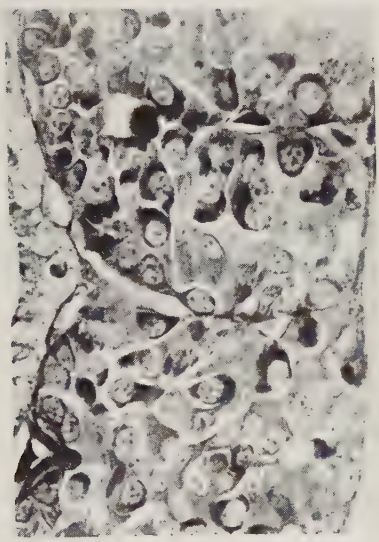
PLANCHE XIV.

A — Cellules gonadotropes groupées autour du capillaire :
vers le capillaire, secrétion bleue,
vers l'extérieur, globules acidophiles rouges (Bleu Alcian ; P.A.S.).

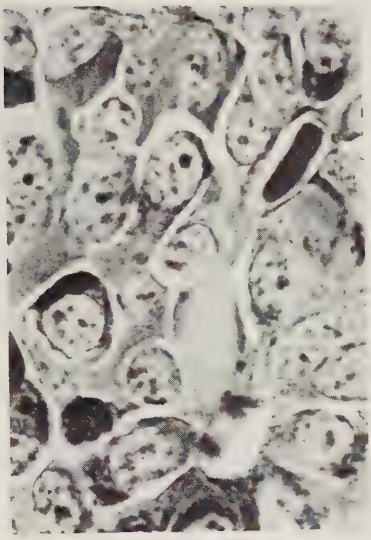
B — Grossissement plus fort.

C — Coupe longitudinale : départ des capillaires dans la zone antérieure ; cellules gonadotropes groupées autour des capillaires (P.A.S. orange).

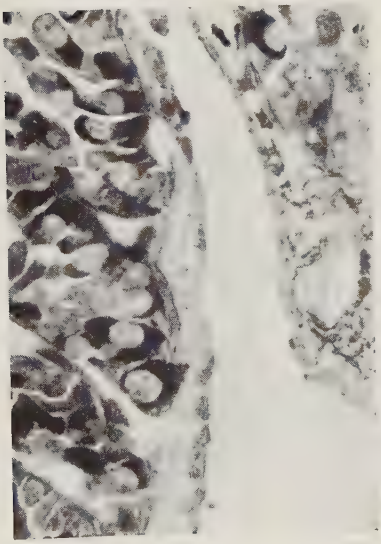
D — Cellules gonadotropes en phase de dégranulation : vacuoles (Fuchsine paraldéhyde).



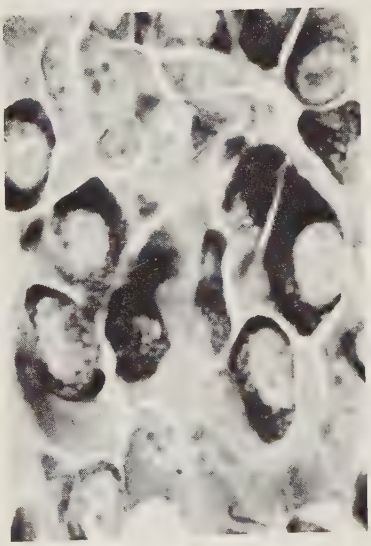
A



B



C



D

Chapitre XVII.

Caractéristiques dimensionnelles et volumétriques de l'hypophyse distale.

Au cours de nos recherches bibliographiques, nous avons noté les travaux de quelques auteurs dont Legait (1966), relatives aux changements de volume de l'hypophyse, au cours du cycle annuel. Il convenait donc d'entreprendre la mesure du volume de cette glande dans sa partie distale, afin de compléter les informations d'ordre histologique.

XVII-1. — Méthodes.

Nos mesures sont prises sur des agrandissements de coupes dessinées au moyen du microscope Reichert, ces coupes étant équidistantes sur un axe longitudinal. A défaut de planimètre, les surfaces nécessaires à la détermination des volumes ont été calculées en faisant appel à la formule de Simpson :

$$S = \frac{d}{3}[(y_i + y_n) + 4 \sum_{2}^{n-1} y_{pairs} + 2 \sum_{3}^{n-2} y_{impairs}]$$

qui assimile chaque élément du contour à un segment de parabole. Pour cela, on trace un grand axe au centre du dessin, puis perpendiculairement à celui-ci, des parallèles de longueur y, à une distance d constante d'environ 1 cm (30 µ réels).

Le calcul fournit la surface initiale en mm², puis la surface exacte, en tenant compte de l'agrandissement moyen des coupes :

× 320 résultant de plusieurs observations.

Le volume de l'organe s'obtient par l'application d'une formule analogue :

$$V = \frac{d'}{3}[(S_1 + S_n) + 4 \sum_{2}^{n-1} S_{pairs} + 2 \sum_{3}^{n-2} S_{impairs}]$$

dans laquelle d' représente l'intervalle constant entre deux coupes successives.

A titre de contrôle, le volume a été établi par la méthode dite des trapèzes pour les surfaces, et celle des longueurs applicables pour les volumes.

$$\text{Surface } S = d\,(\frac{y_1 + y_n}{2} + \sum_{2}^{n-1} y)$$

$$\text{Volume } V = d'\,(\frac{S_1 + S_n}{2} + \sum_{2}^{n-1} S)$$

Les résultats sont sensiblement identiques.

XVII-2. — Observations.

Des observations dimensionnelles et volumétriques ont été effectuées sur 44 sujets se répartissant en : 11 épigés ♂, 14 épigés ♀, 8 hypogés ♂ et 11 hypogés ♀.

Tableaux des observations.

I — *Epigés mâles* n° 16.

N°	Date	Longueur de l'animal mm	Dimensions de l'hypophyse			
			longueur µ	largeur µ	épaisseur µ	volume mm³
9	2-69	110	800	997	332	0,123
13	2-69	120	1100	754	356	0,136
11	7-69	116,2	750	717	415	0,098
12	7-69	117	850	763	346	0,084
16	7-69	124	750	666	231	0,047
17	8-69	123	850	951	317	0,098
20	8-69	111,9	900	770	340	0,091
4	9-68	115	1025	960	356	0,155
1	10-69	109	875	636	566	0,111
10	10-69	105	700	726	374	0,087
15	10-69	112,5	1000	939	352	0,123

II — *Epigés femelles* n° 17.

N°	Date	Longueur de l'animal mm	Dimensions de l'hypophyse			
			longueur µ	largeur µ	épaisseur µ	volume mm³
7	2-69	150	1000	939	417	0,158
44	5-70	105	625	789	290	0,042
6	7-69	147,6	850	892	414	0,140
23	7-69	132	750	798	327	0,097
24	7-69	104,5	650	682	239	0,035
8	8-69	112	700	695	215	0,040
18	8-69	102,5	450	460	270	0,023
19	8-69	113,5	550	739	200	0,033
21	8-69	126	700	644	292	0,061
2	10-69	114	700	708	277	0,066
3	10-69	110	800	552	250	0,041
5	10-69	115,5	700	623	257	0,045
14	10-69	122,2	650	841	336	0,073
22	10-69	103	625	701	213	0,041

XVII-3. — Représentation graphique et commentaires.

Le graphique représentant les variations de volumes (Fig. n° 31) nous montre :

III — *Hypogés mâles* n° 18.

N°	Date	Longueur de l'animal mm	Dimensions de l'hypophyse			
			longueur µ	largeur µ	épaisseur µ	volume mm³
27	1-70	105	750	812	265	0,078
29	2-69	130	800	1100	312	0,111
34	2-68	116	830	989	388	0,134
36	2-69	130	900	872	522	0,170
40	2-69	133	900	751	389	0,116
41	2-68	89	600	760	250	0,053
37	8-68	101	700	657	462	0,090
28	10-69	105	750	801	270	0,073

IV — *Hypogés femelles* n° 19.

N°	Date	Longueur de l'animal mm	Dimensions de l'hypophyse			
			longueur µ	largeur µ	épaisseur µ	volume mm³
39	2-68	92,3	520	562	234	0,035
42	2-69	128	950	712	358	0,097
43	2-68	88,2	500	576	270	0,034
25	4-68	122	450	453	205	0,019
26	4-68	122,8	600	812	212	0,038
35	4-68	119,7	600	709	260	0,044
32	6-69	111	600	598	311	0,046
33	6-69	102	400	575	260	0,033
31	8-69	129	700	806	426	0,097
30	10-69	120	635	582	262	0,055
38	10-69	118	700	720	273	0,058

a) *chez l'épigé :*

mâle — deux valeurs maximales au mois de février et au début de septembre.

deux chutes spectaculaires qui leur sont consécutives, en mai-juillet et septembre.

femelle — la valeur la plus faible se place entre juin et août et comme pour les mâles les valeurs les plus fortes apparaissent au mois de février.

Chez les Euproctes épigés, on constate donc une diminution du volume pendant les mois d'été et une lente remontée pendant l'hiver, qui atteint son maximum en février-mars. Si nous comparons les résultats précédents concernant les dimensions de la cellule gonadotrope et le cycle sexuel, nous voyons que la chute de volume, qui se produit en été, concorde avec la période d'involution des cellules gonadotropes. C'est la période de ponte pendant laquelle la cellule

gonadotrope s'est vidée de ses grains de sécrétion et se trouve à l'état de repos.

Les deux chutes de volume du mâle correspondent aux deux périodes d'expulsion de spermatozoïdes, et de dégranulation intense des cellules gonadotropes. Les variations volumétriques de l'hypophyse distale suivent donc les variations de dimensions de la cellule gonadotrope, qui dépend elle-même du cycle sexuel. (Fig. n° 32).

b) *chez l'hypogé.*

D'une manière générale le volume est nettement plus constant mais légèrement plus faible que celui des épigés.

mâles — durant toute l'année, le volume est assez élevé et varie peu.

femelles — mêmes remarques ; on note cependant une légère chute de volume en avril, correspondant à la période pendant laquelle les cellules gonadotropes présentent leur dimension minimale (17,2 μ) et à la période de ponte des hypogés.

Nous avons vu que la courbe de l'épigé mâle présentait des variations importantes en relation avec l'expulsion des spermatozoïdes ; on ne doit donc pas être surpris de découvrir une courbe hypogée dépourvue de grandes fluctuations, puisque l'émission des spermatozoïdes est presque continue chez le mâle cavernicole. La cellule gonadotrope demeure toujours en activité ; elle élabore, stocke et utilise continuellement ses produits de sécrétion. Elle possède de grandes

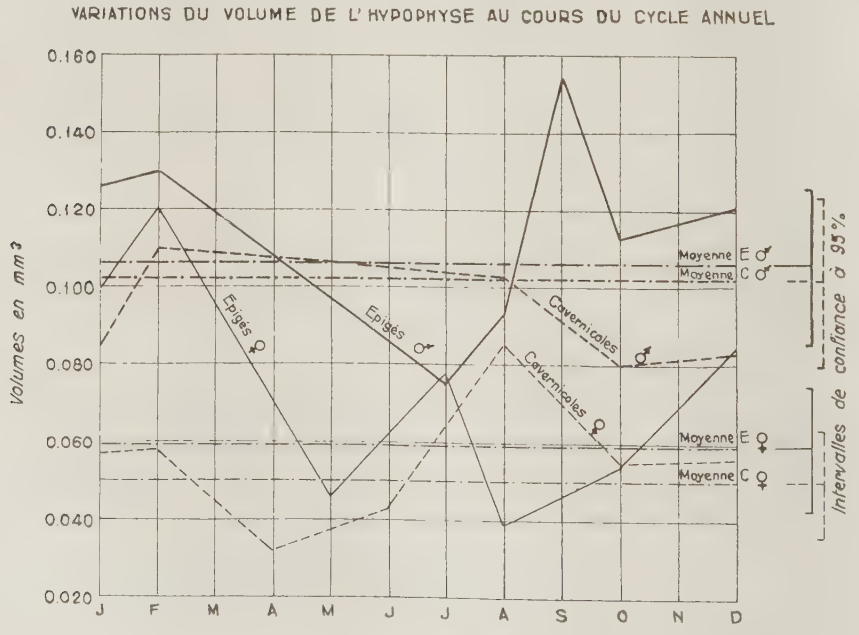


Fig. 31. — Variation du volume de l'hypophyse au cours du cycle annuel.

dimensions (20,6, 21,5 μ) elle renferme des globules nombreux et des vacuoles prouvant ainsi son activité liée à l'émission continue des spermatozoïdes. Le volume reste constamment élevé.

XVII-4. — Comparaisons.

Tableau des moyennes n° 20.

Caractéristiques	Catégories			
	Epigés ♂	Epigés ♀	Hypogés ♂	Hypogés ♀
Nombre de sujets observés....	11	14	8	11
Longueur de l'animal mm.....	114,9	118,4	113,6	113,9
Hypophyse				
Longueur mm maximale	0,873	0,696	0,779	0,605
Largeur mm maximale	0,807	0,715	0,843	0,646
Epaisseur mm maximale.....	0,362	0,286	0,357	0,279
Hypophyse				
Volume réel mm^3.....	0,105	0,064	0,103	0,051
Volume relatif mm^3	0,106	0,059	0,102	0,050
Intervalle de confiance.... ...	± 0,020	± 0,016	± 0,022	± 0,014
Ecart type expérimental.....	± 0,030	± 0,028	± 0,027	± 0,021
Coefficient de variabilité	28 %	47 %	26 %	42 %

Dans ce tableau, les volumes relatifs se rapportent à des adultes d'une longueur moyenne de 115 mm, en considérant une variation linéaire de la grosseur de l'hypophyse en fonction de la taille : ce qui permet de rendre les données comparables.

a) *Dimensions.*

Le contour sensiblement circulaire de la glande permet de se limiter à l'examen du diamètre.

Catégorie	Diamètre mm	Epaisseur mm
Epigés ♂	0,840	0,362
Epigés ♀	0,705	0,286
Hypogés ♀	0,625	0,279
Hypogés ♂	0,811	0,357

Les écarts entre épigés et hypogés mâles, sont peu importants ainsi qu'entre épigés et hypogés femelles. Par contre, ils sont très importants entre mâles et femelles d'une même catégorie. Toute-

fois, les dimensions des hypogés demeurent toujours légèrement inférieures à celles des épigés.

b) *Volumes.*

Au moyen du test t de Student, au seuil de risque de 0,05 entre les moyennes des épigés mâles et des épigés femelles

$$t = 4{,}02 \qquad t_{0{,}05} = 2{,}07 \text{ pour } 23 \text{ ddl}$$

La différence est très significative.

— entre les moyennes des hypogés mâles et des hypogés femelles.

$$t = 4{,}73 \qquad t_{0{,}05} = 2{,}11 \text{ pour } 17 \text{ ddl}$$

La différence est très significative.

Il n'y a pas chevauchement des intervalles de confiance sur le graphique.

entre les moyennes des épigés mâles et des hypogés mâles

$$t = 0{,}35 \qquad t_{0{,}05} = 2{,}11 \text{ pour } 17 \text{ ddl}$$

différence non significative.

entre les moyennes des épigés femelles et des hypogés femelles

$$t = 0{,}88 \qquad t_{0{,}05} = 2{,}07 \text{ pour } 23 \text{ ddl}$$

différence non significative.

Les intervalles de confiance se recouvrent en partie sur le graphique.

XVII-5. — Conclusion relative a l'étude du volume de l'hypophyse distale.

L'étude des valeurs des dimensions et du volume de la glande, permet de formuler les conclusions suivantes :

a) le volume de l'hypophyse d'un sujet femelle est de beaucoup inférieur à celui d'un sujet mâle (environ les 3/5).

Exemple pour une moyenne des longueurs de 115 mm

$$\♂ = 0{,}104 \text{ mm}^3 \qquad \♀ = 0{,}058 \text{ mm}^3$$

b) Le volume de l'hypophyse diminue pendant les mois d'été. Cette diminution est surtout marquée chez les épigés, le volume des hypogés restant plus constant.

c) La comparaison des moyennes, entre épigés et hypogés mâles, et épigés et hypogés femelles, effectuée au moyen du test t de Student pour $p = 0{,}05$, montre que les écarts ne sont pas significatifs et que dans chaque groupe, il s'agit d'une même population. En outre, la comparaison des moyennes correspondant aux mâles et aux femelles d'une même catégorie révèle une différence des moyennes qui est très significative.

d) Les variances, les écarts-types et coefficients de variabilité sont assez élevés, particulièrement chez les femelles mais cette variabilité résulte de la disparité des individus étudiés et de l'époque de leur prélèvement.

e) Les intervalles de sécurité à la quasi-certitude de 95 %, indiquent une assez grande dispersion des valeurs dans chaque catégorie.

f) Les variations de volume sont en rapport direct avec celles des dimensions de la cellule gonadotrope (fig. 32). Lorsque par exemple, la cellule des épigés femelles, est involuée en été, le volume de la glande est minimal. Lorsque la cellule possède de grandes dimensions (épigé mâle), la glande possède un volume maximal.

TABLEAU RÉCAPITULATIF DU CYCLE SEXUEL

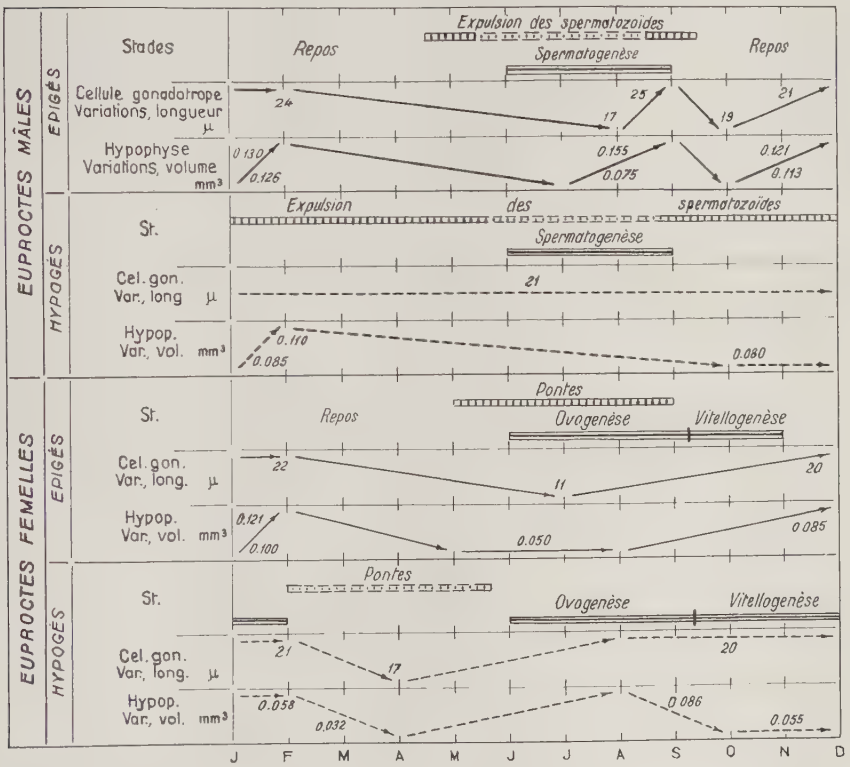


Fig. 32. — Tableau récapitulatif du cycle sexuel.

En suite de ces résultats, on peut juger de l'importance des cellules gonadotropes, de leur variabilité en fonction du cycle et de la constance des autres catégories cellulaires.

Chapitre XVIII.

Conclusions générales.

Le présent mémoire a pour sujet l'étude de l'espèce *Euproctus asper* hypogée, et sa comparaison avec la forme épigée vivant en altitude dans la chaîne des Pyrénées.

Un résumé a été donné au terme de chaque partie de ce travail. Nous nous limiterons donc à rappeler brièvement les résultats obtenus et les conclusions que l'on peut en déduire.

Cette étude nous a permis :

1 — *Tout d'abord, de mieux connaître l'Euprocte épigé.* — En effet, nous possédons désormais des connaissances précises sur :

— la durée du développement larvaire. — 14 à 15 mois en élevage — et postlarvaire — deux ans et demi à trois ans —. La durée du développement est donc très longue, ce qui est le propre de tous les animaux vivant en altitude.

— le cycle sexuel de cet Urodèle. Le cycle est annuel : la spermatogenèse et l'ovogenèse se déroulent au cours de l'été. Les produits sexuels sont stockés pendant l'hiver et évacués à la fin du printemps, lorsque la température s'adoucit. La période de ponte se poursuit pendant tout l'été ; quant à l'émission des spermatozoïdes, elle s'effectue à deux époques, en mai et en septembre.

— les différentes catégories cellulaires de l'hypophyse distale de l'Euprocte,

— le volume global de l'hypophyse distale, celui du mâle étant nettement supérieur,

— le cycle annuel de la cellule gonadotrope. Le cycle hypophysaire est parallèle au cycle sexuel : lors de l'émission de spermatozoïdes et des œufs, les cellules gonadotropes perdent leurs granulations tandis que leurs dimensions diminuent. Pendant l'été, (spermatogenèse et début d'ovogenèse), elles conservent leurs dimensions minimales. A l'automne, leur taille augmente peu à peu, en fonction de l'élaboration de grains de sécrétion et de leur stockage dans la cellule.

2 — *D'observer la population qui vit dans le milieu hypogé.*

En effet, la petite population d'*Euproctus asper* subsistant dans la grotte du Siech, à Saurat, se trouve placée dans des conditions particulières d'existence :

— l'obscurité, qui joue un grand rôle dans le mode de vie de l'espèce et le modifie ;

— la température de l'eau, milieu constant qui permet le maintien d'une vie active pendant toute l'année, même en hiver.

A — L'obscurité entraîne un ralentissement du fonctionnement des glandes endocrines, spécialement de l'hypophyse distale, et par voie de conséquence de la thyroïde.

1 — Les cellules basophiles de l'hypophyse distale qui tiennent sous leur dépendance les phénomènes de la métamorphose, subissent une perturbation qui se traduit par :

a) *la coupure de la métamorphose en deux temps* — la prémétamorphose s'effectue à la date habituelle : la cellule hypophysaire sécrète la quantité de produits nécessaire à son accomplissement. Chez les hypogés, cette phase ne peut plus être reconnue extérieurement, alors qu'elle est *très nette* chez l'épigé, maintenu dans l'obscurité. Le diencéphale, qui doit régulièrement relayer l'action de la préhypophyse (Bounhiol, Disclos et Rémy 1964) n'est pas prêt à assurer cette fonction : d'où un temps de latence, provoqué par le manque du stimulus lumineux sur le diencéphale, avant la métamorphose proprement dite.

b) *un retard important de la métamorphose proprement dite,* d'où il résulte un allongement considérable de la vie larvaire entraînant la formation de larves « géantes » s'acheminant vers l'état néoténique.

Associée à une nourriture rare (Labouiche), l'obscurité accentue le caractère néoténique des larves « géantes », en déterminant des métamorphoses incomplètes. L'animal juvénile conserve des branchies. Cependant, la néoténie ne présente ici qu'un caractère provisoire. Ces observations nous conduisent à formuler une interprétation de la néoténie des Urodèles. L'état néoténique se manifeste si l'équilibre extérieur normal est perturbé par un ou plusieurs facteurs (dans le cas présent : obscurité, nourriture ; ailleurs : température). On peut imaginer que cette tendance s'intensifiera au cours des temps, et que progressivement, la néoténie deviendra définitive.

c) une faible activité de la glande thyroïde pendant la première partie de la métamorphose. Son activité secrétoire atteint son maximum lors de la métamorphose proprement dite.

2. — La cellule gonadotrope β de la femelle ne subit pas de dégranulation massive et, contrairement à celle de l'épigé, ne subit aucune régression à aucun moment de l'année. Il en résulte, par voie de conséquence, des pontes plus ou moins sporadiques, concomittantes d'une légère dégranulation de la cellule gonadotrope. Entre temps, elle stocke ses produits de sécrétion sans pouvoir les utiliser.

Chez le mâle, nos observations prouvent que l'obscurité ne retarde pas le développement des gonades et ne perturbe pas apparemment leur maturation.

B — *La température de l'eau* des grottes est bien moins froide en hiver, que celle des eaux de haute montagne (pendant la saison froide).

Ce milieu constant est la cause :

— du développement continu de la larve, sans arrêt hivernal ;

— du prolongement des copulations qui se poursuivent toute l'année ;

— de l'émission continue de spermatozoïdes, et conjointement, de l'activité permanente de la cellule gonadotrope mâle qui possède toujours des dimensions maximales et dont le fonctionnement continu peut être imputé à la constance du milieu ;

— pendant l'hiver, de la prolongation de la durée de la vitellogenèse et de la dégénérescence des œufs non pondus.

— pour une certaine part, du ralentissement de la ponte. Nous savons que l'épigé montagnard est soumis à de grands écarts de température. Ces changements représentent un puissant stimulant pour l'activité reproductrice, stimulant qui n'existe plus chez la forme hypogée puisqu'elle vit toute l'année dans un milieu qui ne varie guère.

3. — *Ces considération nous autorisent à répondre à la question posée au début de ce travail* : l'Euprocte est-il parvenu dans la grotte à une époque ancienne ou récente ?

Examinons les arguments en faveur de l'une et de l'autre de ces hypothèses.

A. — Observations qui permettent d'attester l'ancienneté de la présence de l'Euprocte dans la grotte.

a) Il n'existe actuellement aucune relation entre les peuplements épigés et hypogés. On n'observe aucun Euprocte à moins de 60 m de l'entrée. En admettant qu'il s'agisse d'épigés tombés accidentellement dans la grotte, les femelles présenteraient des ovaires hypertrophiés analogues à ceux des femelles épigées placés en élevage dans l'obscurité ; or, nous n'avons retrouvé de telles conditions chez aucune femelle hypogée.

b) Leur présence dans l'eau toute l'année prouve qu'ils sont adaptés à une vie souterraine totalement aquatique.

c) On ne constate pas de prémétamorphose visible extérieurement chez les hypogés.

d) Les pontes sont moins abondantes, caractère propre à la plupart des espèces hypogées.

e) Il faut attendre cinq ans pour que les hypogés placés à la lumière du jour déposent une ponte normale, à la saison correspondant à celle des épigés.

B. — Observations tendant à prouver l'existence récente de l'Euprocte dans la grotte.

a) Si la pigmentation des individus adultes est relativement claire, elle s'assombrit rapidement à la lumière naturelle. Au bout de deux ou trois ans, on ne les distingue plus des épigés (Aulus). Inversement, la race ariègeoise épigée, placée dans la grotte, perd assez vite sa pigmentation foncée pour atteindre la teinte claire des hypogés.

b) Demeurant sans communication avec l'extérieur, on pourrait croire qu'ils subsistent dans la grotte depuis des temps très anciens. Cependant, il y a tout lieu d'admettre que l'Euprocte, à une époque relativement récente, a disparu de la région pyrénéenne dans laquelle est située la grotte de Saurat. Il vivait autrefois aux environs dans le milieu extérieur. Nous avons, en effet, découvert des stations qui semblaient avoir été abandonnées depuis peu de temps et voisines des localités où l'Euprocte est encore présent. Nous sommes ici dans une zone marginale. Lors de son retrait de l'Ariège orientale, l'Euprocte aurait laissé derrière lui cette colonie qui trouvait dans la grotte certains avantages énumérés dans la première partie de cet ouvrage.

c) La croissance larvaire, beaucoup plus longue, est due au retard considérable de la métamorphose.

d) Le cycle de la gamétogenèse ne semble pas modifié profondément par la vie souterraine ; en particulier, la spermatogenèse. La femelle produit toujours autant d'ovocytes prêts à la ponte ; cependant, la vitellogenèse est très ralentie. Elle se poursuit tout l'hiver.

e) Malgré la quantité normale d'œufs formés dans l'ovaire de la forme cavernicole, beaucoup ne sont pas pondus et dégénèrent. Cette condition est contraire à l'hypothèse d'une présence ancienne de l'Euprocte dans la grotte de Saurat. A l'appui de cette interprétation, nous dirons que les pontes des épigés de la race ariègeoise (Aulus), diminuent à partir de la troisième année lorsque ceux-ci se trouvent placés dans l'obscurité de la grotte-laboratoire de Moulis.

L'espèce *Euproctus asper* vivant dans le milieu aquatique souterrain est effectivement un cavernicole, puisqu'il ne semble effectuer aucun séjour à l'extérieur. Cependant, les critères précédemment cités (parmi ceux qui nous semblent les plus importants : sa situation en zone marginale, son cycle sexuel modérément modifié), nous suggèrent plutôt l'idée d'une présence récente dans les grottes.

Nous avons vu que les transformations subies par l'hypogé dans son développement et dans son cycle étaient réversibles. D'autre part, au point de vue sérologique, une étude des protéines sériques par électrophorèse a été entreprise (F. Gasser) ; les résultats de ces expériences ne révèlent pas de variations de protéines du type sérum-albumine. Ces considérations font penser à des phénomènes d'ordre phénotypique ; les différences ne sont pas assez importantes

pour qu'il soit nécessaire de considérer qu'elles relèvent de cadres spécifiques différents. Il était cependant fort intéressant d'étudier dans la nature actuelle, des populations marginales de Batraciens, isolées dans le milieu très particulier qu'est le milieu cavernicole et d'analyser quel avait été leur devenir aussi bien sur le plan morphologique que biologique et physiologique. Puisse ce mémoire avoir apporté une utile contribution à la connaissance herpétologique de notre pays.

Bibliographie.

Adams (A. E.) — 1940 — Sexual conditions in *Triturus viridescens*. III The reproductive cycle of the adult aquatic form of both sexes. *Amer. J. Anat.*, 66, 235-276.

Adams (A. E.), Rae (E.) — 1929 — An experimental study of the fat-bodies in *Triturus* (*Diemyctylus*) *viridescens*. *Anat. Rec.*, 41 (2), 181-204.

Allen (B.) — 1916 — Extirpation of the hypophysis and thyroid glands of *Rana pipiens*. *Anat. Rec.*, 11, 486.

Allen (B.) — 1929 — The influence of the thyroid gland and hypophysis upon growth and development of Amphibian larvae. *Quart. Rev. Biol.* Baltimore, 4 (3), 325-352.

Aljancic (M.) — 1966 — Influence de l'obscurité sur la métamorphose de la Salamandre: *Salamandra maculosa* Laur. *Biol. Vest. Yugosl.*, 14, 127-128.

Anderson (J.), Martino (P.) — 1966 — The life history of *Eurycea P. longicauda* associated with ponds. *Amer. Midl. Naturalist.*, 75 (2), 257-279.

Angel (F.) — 1946 — Reptiles et Amphibiens. *Faune de France* Paris, vol. 45, 204 p., Ed. Lechevalier.

Angelier (E) — 1961 — Les lacs d'Estibère : remarques sur le peuplement des lacs de montagne. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toul.*, 96, 7-14.

Angelier (E.), Angelier (M. L.) — 1964 — Etude d'une population de crapauds accoucheurs dans un lac de haute montagne. *C. R. Acad. Sci. Fr.*, 258 (2), 701-703.

Angelier (E.), Angelier (M. L.) — 1968 — Observations sur le développement embryonnaire et larvaire de *Rana temporaria* L. (Batracien Anoure). *Ann. Limnol.*, 4 (I), 113-131.

Aplington (H.) — 1942 — Correlative cyclical changes in the hypophysis and gonads of *Necturus maculosus* Rafinesque. I. The male. *Amer. J. Anat.*, 70, 201-249.

Arnoult (J.), Spillmann (J.) — 1958 — Sur quelques techniques actuelles facilitant le confinement et le transport d'animaux aquatiques vivants. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 30, 386-392.

Aron (M.) — 1924 — Recherches morphologiques et expérimentales sur le déterminisme des caractères sexuels mâles chez les Urodèles. *Arch. biol. Liège, Paris*, 34, 1-166.

Astre (G.) — 1950 — La station la plus basse d'Euprocte des Pyrénées au pays de Luchon. *Rev. de Comminges.*, 63, 123-128.

Bargmann (W.), Hehn (G. von) — 1969 — Über epithelio-retikuläre Fettorgane. Untersuchungen am Gonadenfettkörper von Amphibien. *Z. Zellforsch*, 94, 1-18.

Bataillon (E.) — 1928 — Etudes analytiques sur la maturation des œufs de Batraciens. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 187 (13), 520-523.

Bedriaga (J. von) — 1895 — On the pyrenean newt : *Molge aspera* Dugès. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 150-161.

Bedriaga (J. von) — 1897 — Die Lurchfauna Europa's. II. Urodela. Schwanzlurche. *Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou*, 10, 363-476 et 575-760.

BELLERBY (C. W.) — 1938 — Experimental studies on the sexual cycle of the South-African Clawed Toad. (*Xenopus laevis*). *J. Exp. Biol.* London, 15, (1), 91-100.

BER (A.) — 1956 — Der Einfluss der Dunkelheit auf das Wachstum und die Metamorphose der Kaulquappen von *Xenopus laevis*. *Z. vitam. Hormon. Fermentforschg. Osterr.*, 8 (2-3), 86-97.

BOSCA (E.) — 1877 — Catologo de los Reptiles y Anfibios observados en Espana, Portugal, é Islas Baleares. *An. Soc. Esp.*, 39-680.

BOSCA (E.) — 1881 — Correcciones y adiciones al Catologo de los Reptiles y Anfibios de Espana, Portugal y los Islas Baleares. *Anal. Soc. Esp., Hist. Nat.*, 10, 89-112.

BOULANGER (G.) — 1917 — Les Batraciens Urodèles rapportés au genre *Euproctus*, leurs rapports ethologiques et phylogéniques. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 164, 709-712 et 801-805.

BOUNHIOL (J. J.) — 1942 — Le déterminisme des métamorphoses chez les Amphibiens. Actual. Sci. et Ind. Hermann, Ed. Paris, 98 p.

BOUNHIOL (J. J.), RÉMY (Ch.) — 1962 — Nouvelles observations sur le freinage de la morphogenèse chez le tétard privé de diencéphale. *C. R. Soc. Biol.* Paris, 156 (12), 2037-2039.

BOUNHIOL (J. J.), DISCLOS (P.), RÉMY (Ch.) — 1964 — Influence de la lumière sur la métamorphose des Amphibiens Anoures privés de leur diencéphale avec ou sans réimplantation. *Ann. Endocrinol. Paris*, 25, (5 suppl.), 19-29.

BROWN (J. H. U.) et ULVEDAL (F.) — 1960 — The identification of ACTH in subcellular particulates of anterior pituitary. *Acta Endocr.* (*Kbh*), 35, suppl. 51, 207 (abstr).

CEI (G.) — 1942 — Sull'importanza della temperatura nel periodo invernale di arresto del activita spermatogenetica in *Triton alpestris* Laur. *Boll. Zool.* Torino, 13, 51-55.

CHAMPY (C.), DEMAY (M.) — 1950 — Un Axoloth de *Triton palmatus*, *C. R. Soc. Biol. Fr.*, 144, (1-2), 43-44.

CLERGUE-GAZEAU (M.) — 1965 — Etude comparative de l'Euprocte des lacs et de l'Euprocte cavernicole. *Ann. Spéléol.*, 20 (2), 301-316.

CLERGUE-GAZEAU (M.) et BEETSCHEN (J. C.) — 1966 — Contribution à l'étude de la reproduction de l'Urodèle *Euproctus asper* (Dugès) dans les Pyrénées centrales et ariègeoises. *Ann. Limnol.*, 2 (1), 217-226.

CLERGUE-GAZEAU (M.) — 1967 — Euproctes cavernicoles. *Spelunca Mémoires*, 5, 247-248.

CLERGUE-GAZEAU (M.) — 1968 — *Euproctus asper*, limite occidentale de l'espèce dans les Pyrénées françaises. (Batracien Urodèle). *Ann. Limnol.*, 4 (2), 265-269.

CLERGUE-GAZEAU (M.) — 1968 — Comportement et ponte des Euproctes épigés placés dans l'obscurité à la grotte-laboratoire de Moulis (Ariège). *Ann. Spéléol.*, 23 (I), 225-228.

CLERGUE-GAZEAU (M.) — 1969 — Alimentation de l'Euprocte dans les grottes. *Ann. Spéléol.*, 24 (2), 361-364.

CLERGUE-GAZEAU (M.) — 1969 — Métamorphose chez les Euproctes épigés placés à l'obscurité de la grotte de Moulis. *Ann. Spéléol.*, 24 (2), 349-359.

COIFFAIT (H.) — 1958-1959 — Grottes visitées par H. COIFFAIT. *Arch. Zool. Exp.*, 16-17, 386 p.

COMBES (Cl.), KNOEPFFLER (L. P.) — 1963 — *Euproctus asper* dans les Pyrénées orientales. *Vie et Milieu*, 14 (1), 149-154.

COMBES (Cl.), KNOEPFFLER (L. P.) — 1964 — Une nouvelle station d'*Euproctus asper asper* (Dugès 1852) dans les Pyrénées Orientales. *Vie et Milieu*, 15 (4), 1071.

DELSOL (M.) — 1952 — Action du thiouracile sur les larves de Batraciens Néoténie expérimentale. Rôle de l'hypophyse dans ce phénomène. *Arch. Biol. Paris*, 63, 279-392.

Delsol (M.) — 1954 — Un mécanisme évolutif riche en suggestion : la néoténie chez les Batraciens. *Rev. Gén. des Sci.*, 61 (7-8), 221-230.
Delsol (M.) — 1957 — Sexualité et métamorphoses. *Ass. Fr. Avanc. Sci. Bx.*, 53-62.
Delsol (M.) — 1960 — Vitellogenèse expérimentale des Batraciens jeunes, têtards ou métamorphosés. *C. R. Acad. Sci. Fr.*, 250 (13), 2462-2464.
Delsol (M.), Flatin (J.) — 1962 — Arrêt de la métamorphose du têtard d'*Alytes obstetricans* par le froid et l'obscurité pendant deux ans. Reprise normale du développement après cette diapause artificielle prolongée. *C. R. Soc. Biol. Fr.*, 156 (1), 53-55.
Delsol (M.) — 1965 — Relations entre phylogenèse et ontogenèse. *Biol. Med.*, 54 (1), 41-64.
Delsol (M.) — 1966 — Recherches sur les déterminismes non thyroxiniens de la métamorphose de l'intestin du têtard de Batracien *in vitro*. *C. R. Acad. Sci.* Paris, 262, 154-156.
Dent (J.) — 1961 — Seasonal and sexual variations in the pituitary gland of *Triturus viridescens*. *Anat. Rec.*, 141, 85-95.
Despax (R.) — 1920 — Contribution à l'étude de la faune pyrénéenne : le Triton palmé dans les Pyrénées. *Bull. Soc. Hist. Nat. Tse.*, 48, 47-55.
Despax (R.) — 1923 — Contribution à l'étude anatomique et biologique des Batraciens Urodèles du groupe des Euproctes et spécialement de l'Euprocte des Pyrénées *Triton* (*Euproctus*) *asper* Dugès. *Bull. Soc. Hist. Nat. Tse*, 51, 185-440.
Despax (R.) — 1924 — Notes batracologiques. III — Influence de l'altitude sur l'époque de ponte de l'Euprocte des Pyrénées *Euproctus asper*. *Bull. Soc. Hist. Nat. Tse*, 52, 112-118.
Dierickx (K) — 1964 — The structure and activity of the hypophysis of *Rana temporaria* in normal and in experimental conditions. *Z. Zellforsch, mikr. Anat. Dtsch.*, 61 (6), 920-939.
Dierickx (K.) — 1965 — A gradient of activity in the hypophysis of *Rana temporaria*. Its significance and its controlling factors. *Z. Zellforsch. mikr., Anat. Dtsch.*, 65 (4), 514-520.
Doerr-Schott (J.) — 1965 — Hypophyse distale de *Triturus marmoratus*. Cytologie et ultrastructure. *C. R. Acad. Sci.*, 260 (23), 6208-6211.
Doerr-Schott (J.) — 1966 — Etude aux microscopes optique et électronique des différents types de cellules de la *pars distalis* et de la *pars intermedia* de *Triturus marmoratus* Latr. *Ann. Endocrinol. Fr.*, 27 (2), 101-119.
Doerr-Schott (J.) — 1968 — Cytologie et cytophysiologie de l'adénohypophyse des Amphibiens. *Année Biol. Fr.*, 7 (3-4), 189-225.
Doerr-Schott (J.) — 1970 — Répartition de l'activité phosphatasique acide dans les cellules gonadotropes de la Grenouille au cours de leur cycle sécrétoire. *Histochemie*, 23, 21-35.
Doerr-Schott (J.), Dubois (M.) — 1970 — Les cellules corticotropes de l'hypophyse de Triton (*Triturus marmoratus* Latr.). Mise en évidence d'une sécrétion apparentée à l'hormone corticotrope. [B-(1-24) corticotropine]. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 271, 1534-1536.
Doetsch (H.) — 1949 — Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes und der UV Strahlen auf Wachsum und Entwicklung von Amphibien larven. *Arch. Entr. Mech. Org. Berlin*, 144 (I), 25-30.
Doubinger (J.) — 1957 — La néoténie chez les Stégocéphales. *Bull. Soc. Hist. Nat. Tse.*, 92, 105-116.
Dubuisson (H.) — 1903 — Dégénérescence normale des ovules non pondus. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 1690-1691.
Forsyth Mayor — 1883 — Die Tyrrhenis. Kosmos, p. 106.
Francis (E.) — 1934 — The Anatomy of the Salamander. Clarendon Press-Oxford.
Galgano (M.) — 1946 — Il ciclo sessuale annuale in *Triturus cristatus* Carnifex (Laur.). *Arch. Zool. Ital.*, 32, 33-207.

GALLIEN (L.) — 1940 — Recherches sur la physiologie hypophysaire dans ses relations avec les gonades et le cycle sexuel, chez la Grenouille rousse, *Rana temporaria* L. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, 74 (1), 1-42.

GASCHE (P.) — 1939 — Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung von *Salamandra sal.* L. mit besonderer Berücksichtigung der Winterphase, der Metamorphose und des Verhaltens der Schildrüse (*glandula thyroïdea*). *Rev. Suisse de Zoologie,* 46, 403-548.

GASSER (F.) — 1965 — Observations sur les stades initiaux du développement de l'Urodèle pyrénéen *Euproctus asper. Bull. Soc. Zool. Fr.,* 89 (4), 423-428.

GRANT (M.) — 1930 — Diagnostic stages of Urodele metamorphosis, with references to Amblystoma punctatum and *Triturus viridescens. Anat. Rec. Philadelphia,* 45 (2-5), 1-25.

GUDERNATSCH (J.) — 1912 — Feeding experiments on tadpoles. I The influence of specifics organs given as food on growth and differenciation. A contribution to the knowledge of organs with internal secretion. *Arch. Entw. Mech. Org. Berlin,* 35, 457-483.

HARTWIG (H.), ROTMAN (E.) — 1940 — Experimentelle Untersuchungen an einen Massenauftreten von neotenen *Triton taeniatus. Arch. Entw. Mech. Org. Berlin,* 140, 195-251.

HERLANT (M.) — 1954 — Anatomie et physiologie comparée de l'hypophyse dans la série des Vertébrés. *Bull. Soc. Zool. Fr.,* 79 (4), 256-281.

HERLANT (M.) — 1959 — Contribution à l'étude de deux cellules gonadotropes de l'hypophyse. *C. R. Ass. Anat. Fr.,* 103, 417-422.

HERLANT (M.) — 1960 — Étude critique de deux techniques nouvelles destinées à mettre en évidence les différentes catégories cellulaires présentes dans la glande pituitaire. *Bull. Micr. appli. Fr.,* 10 (3), 37-44.

HERRE (W.) — 1933 — Zur Anatomie und systematischen Stellung von *Pachytriton brevipes* Sauvage. *Zeitschr. Anat. Entw. München, Berlin,* 101, 511-524.

HOSKINS (E. R.), (M. M.) — 1917 — Further experiments with thyroïdectomy in Amphibian. *Proc. Soc. Biol.,* 15, 102-104.

HUMPHREY (R. R.) — 1922 — The multiple testis in Urodèles. *Biol. Bull.,* 43, 45-67.

IFFT (J. D.) — 1942 — The effect of environmental factors on the sperm cycle of *Triturus viridescens. Biol. Bull. Wood's hole,* 83, 111-128.

JOLY (J.) — 1966 — Ecologie et cycles sexuels de *Salamandra salamandra* (L.). Thèse de Doct. Sci. Nat. Paris, Archives C.N.R.S., n° 1093, 269 p.

JOLY (J.) — 1968 — Données écologiques sur la Salamandre tachetée : *Salamandra salamandra* (L.). *Ann. Sci. Nat. Zool. Paris,* 10 (3), 301-366.

KAUFMAN (L.) — 1913 — Die Degenerationserscheinungen während den intrauterinen Entwicklung bei *Salamandra maculosa. Bull. intern. Acad. Sc. Cracovie* (B), 24-31.

KERR (T.) — 1965 — Histology of the distal lobe of the pituitary of *Xenopus laevis* Daudin. *Gen. Comp. Endocrinol. U.S.A.,* 5 (2), 232-240.

KOLLROS (J. J.) — 1961 — Mecanisms of Amphibian metamorphosis : hormones. *Amer. Zool.,* I (1), 107-114.

LAKSHMAN (A. B.) — 1965 — Structural changes in the pituitary glands of female frogs and toads during different seasons of the year. *Acta Anat. Suisse,* 61 (1), 108-126.

LAMOTTE (M.) — 1948 — Introduction à la biologie quantitative. Masson Ed., 370 p.

LAMOTTE (M.), REY (P.) VILTER (V.) — 1956 — Evolution ovarienne au cours de la gravidité chez un Batracien vivipare *Nectophrynoïdes occidentalis. C. R. Soc. Biol. Fr.,* 150 (2), 393-6.

Legait (H.) — 1966 — Variations volumétriques et pondérales des lobes hypophysaires de la Grenouille verte mâle au cours du cycle annuel et de la croissance. *C. R. Soc. Biol. Fr.*, 160 (2), 339-342.

Legait (H.) — 1966 — Variations volumétriques des lobes hypophysaires de la Grenouille verte mâle placée dans différentes conditions expérimentales. *C. R. Soc. Biol. Fr.*, 160 (5), 1046-1049.

Lynn (W.), Wachovski (H.) — 1951 — The thyroid gland and its functions in cold-blooded Vertebrates *Quart. Rev. Biol.*, 26 (2), 123-168.

Lynn (W.) — 1961 — Types of Amphibian metamorphosis. *Amer. Zool.*, I (1), 151-161.

Mac Curdy (H. M.) — 1931 — Development of the sex organs in *Triturus torosus*. *Amer. J. Anat.*, 47, 367-399.

Malcol (M.), Miller (M. R.), Robbins (M. E.) — 1954 — The reproductive cycle in *Taricha torosa* (*Triturus torosus*). *J. Exp. Zool.*, 125, 415-446.

Mazzi (V. A.), Peyrot (A.), Anzalone (M. R.), Toscano (C.) — 1966 — L'histophysiologie de l'adénohypophyse du Triton crêté (*Triturus cristatus* Carnifex Laur.). *Z. Zellforsch*, 72, 597-617.

Miller (M.), Robbins (M.) — 1955 — Cyclical changes in the pituitary gland of the Urodels Amphibian : *Taricha torosa* (*Triturus torosus*). *Anat. Rec.*, 122, 105-114.

Miller (M.), Robbins (M.) — 1954 — The reproductive cycle in *Taricha torosa* (*Triturus torosus*). *J. Exp. Zool.*, 125, 415-445.

Noble (G.) — 1954 — The biology of the Amphibia. Dover Publications NY.

Pasteels (J. L.) — 1957 — Recherches expérimentales sur le rôle de l'hypothalamus dans la différenciation cytologique de l'hypophyse chez *Pleurodeles waltlii*. *Arch. Biol.*, (*Liège*), 68 (1), 65-114.

Pasteels (J. L.) — 1959 — Etude quantitative de l'activité autonome de l'hypophyse de l'amphibien *Pleurodeles waltlii*. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 248 (8), 1232-1235.

Pasteels (J. L.) — 1960 — Etude expérimentale des différentes catégories d'éléments chromophiles de l'hypophyse adulte de *Pleurodeles waltlii*, de leur fonction et de leur contrôle par l'hypothalamus. *Arch. Biol. Paris*, 71 (4), 409-471.

Pasteels (J. L.), Herlant (M.) — 1962 — Les différentes catégories de cellules chromophiles de l'hypophyse d'Amphibiens. *Anat. Anz.*, 109, 764-767.

Pocrnjic (Z.), Kosoric (D. jr.) — 1966 — New findings sites of neotenic alpine Tritons (*Triturus alpestris*). *Bull. Sci. Cons. Acad. Yougosl. A*, 11 (10-12), 251.

Porcnjic (Z.), Kosoric (D. jr.) — 1967 — New finds of the phenomenon of neoteny in the populations of alpine Tritons. *Bull. Sci. Cons. Acad. Yougosl. A.*, 12 (7-8), 183-185.

Razet (P.) — 1960 — Les différents types de cellules sécrétrices dans l'hypophyse des Vertébrés et leurs fonctions. Deuxième Thèse.

Rémy (Ch.) — 1969 — Etude cytologique du lobe distal de l'hypophyse du têtard d'*Alytes obstetricans* Laur., au cours du développement larvaire. *Ann. Endocrinol. Paris*, 30 (6), 759-767.

Rémy (Ch.) — 1969 — Croissance des têtards d'*Alytes obstetricans* Laur. thyroïdectomisés et privés ou non d'hypophyse. *C. R. Soc. Biol.*, 163 (10), 2136-2139.

Rémy (Ch.), Moura (A. M.) — 1970 — Activité thyroïdienne des têtards d'*Alytes obstetricans* Laur. privés de diencéphale. *Ann. Endocrinol. Paris*, 31 (3), 467-474.

Reyrel (F.) — 1967 — Observations histologiques sur quelques aspects du développement des glandes endocrines et de la métamorphose chez l'Amphibien Anoure *Pelobates cultripes*. Thèse 3e cycle, n° 574, Toulouse.

REYREL (F.) — 1967 — Observations cytologiques sur l'hypophyse antérieure de *Pelobates cultripes* (Batracien Anoure). *C. R. Acad. Sci. Paris,* 265, 695-697.

ROUY-GRABIÉ (S.) — 1969 — Observations comparées sur la sexualité de l'Urodèle pyrénéen *Euproctus asper.* Différenciation sexuelle. Structure du testicule adulte. Cycle sexuel des mâles d'une station déterminée. Thèse Doct., 3e cycle, 106 p.

ROUY (S.) — 1971 — Recherches sur la différenciation du sexe chez l'Amphibien Urodèle *Euproctus asper* Dugès. *Ann. Embryol. Morphog.,* 4 (I), 79-93.

SAXEN (L.), SAXEN (E.), TOIVONEN (S.), SALIMAKI (K.) — 1957 — The anterior pituitary and the thyroid function during normal and abnormal development of the frog. *Ann. Zool. Soc. Zool. Bot. Fenn.,* 18 (4), 1-44.

SMITH (H. M.) — 1955 — Reproduction in female Amphibia. *Memoirs. Soc. Endocrinol.,* 4, 25.

STEINER (H.) — 1950 — Die differenzierung der paläarktischen Salamandrinen während des Pleistozäns. *Rev. Suisse Zool. Genève,* 57 (29), 590-603.

THORN (R.) — 1968 — Les Salamandres d'Europe, d'Asie et d'Afrique du Nord. Paul Lechevalier, Ed., 376 p.

TIXIER-VIDAL (A.) — 1959 — Données actuelles sur l'influence de la lumière sur l'activité thyroïdienne des Vertébrés. *Ann. Endocrinol. Fr.,* 20 (5), 708-723.

TOBLER (A.) — 1947 — Der Einfluss des Lichtausfalles auf den Ablauf der Metamorphose und auf die Gonadentwicklung von *Triton alpestris. Rev. Suisse Zool.,* 54, 21, 401-457.

TOIVONEN (S.) — 1952 — Insufficiency of light as a cause of partial neoteny in *Xenopus laevis. Acta Endocrinol.,* 10, 243-254.

TUCHMANN-DUPLESSIS (H.) — 1943 — Variations saisonnières de la structure de l'hypophyse du Triton palmé. *C. R. Soc. Biol.,* 137, 30-31.

VACHON (M.) — 1944 — L'appendice arachnidien et son évolution. *Bull. Soc. Zool. Fr.,* 69, 172-177.

VANDEL (A.) — 1964 — Biospéologie. La biologie des animaux cavernicoles. Gauthier Villars Ed., 619 p.

VAN DEN EECKOUDT (J. P.) — 1950 — Recherches préliminaires sur l'influence de la lumière sur la métamorphose de la Grenouille rousse (*Rana temporaria*). *Ann. Soc. Zool. Belg.,* 80, 40-75.

VAN OORDT (G. J.) et (P. G.) — 1955 — The regulation of spermatogenesis in the frog. *Mem. Soc. Endocrinology,* 4, 25-38.

VAN OORDT (P. G.) — 1963 — Cells types in the *pars distalis* of the Amphibian pituitary. Cytologie de l'adénohypophyse. Colloq. Internat. C.N.R.S., 128, 301-313.

VAN OORDT (P. G.) — 1966 — Changes in the pituitary of the common toad, *Bufo bufo,* during metamorphosis and the identification of the thyrotropic cells. *Z. Zellforsch. mikr. Anat.,* Dtsch, 75 (1), 47-56.

VAN OORDT (P. G.), VAN DONGEN (W. J.), LOFTS (B.) — 1968 — Seasonal changes in endocrine organs of the male common frog, *Rana temporaria,* I — The *pars distalis* of adenohypophysis. *Z. Zellforsch. mick. Anat. Dtsch.,* 88 (4), 549-559.

WITSCHI (E.) — 1956 — Development of Vertebrates. W. B. Saunders Company, Ed. London Philadelphia, 566 p.

WOLTERSTORFF (W.) — 1900 — Révision des espèces du genre *Euproctus* Géné, suivi d'un aperçu des Urodèles de la région paleartique. *Feuille J. Nat.,* 31, 33-38 et 73-81.

WOLTERSTORFF (W.) — 1925 — Uber mehrere Lokalformen des Pyranäenmolches : *Euproctus asper* Dugès. *Abh. Mus. Nat. U. Heimatk, Magdeburg,* 4 (1), 61-76.

ZUBER-VOGELI (M.) — 1966 — Les variations cytologiques de l'hypophyse distale du mâle de *Nectophrynoïdes occidentalis* au cours du cycle annuel. *Gen. Comp. Endocrinol. U.S.A.*, 7 (3), 492-499.

ZUBER-VOGELI (M.) — 1968 — Les variations cytologiques de l'hypophyse distale des femelles de *Nectophrynoïdes occidentalis*. *Gen. Comp. Endocrinol. U.S.A.*, 11 (3), 495-514.

(*Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences Toulouse, Laboratoire du Centre National de la Recherche Scientifique, 09 - Moulis*).

IMPRIMERIE M. DECLUME, LONS-LE-SAUNIER.